Pr 3966

HALIOTIS

VOL. 19

1989

issn 0397.765 x

SOCIETE FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE.

(fondée en 1969)
Siège Social : 55, rue Buffon, 75005 PARIS - Tél. (1) 43.31.38.95.

COMPOSITION DU CONSEIL D'ADMINISTRATION POUR L'ANNEE 1987.

Président : J. DAGUZAN
Vice-Président : M. LE PENNEC
Secrétaire : A.M. REAL-TESTUD
Secrétaire Adjoint : G. RICHARD
Trésorier : B. METIVIER
Autres Membres du Conseil : P. ARNAUD, A. BODOY, Ph. BOUCHET, J.M. DEWARUMEZ, C. POIZAT, N. VICENTE.
Membres étrangers invités : E. BINDER (Suisse), J. KUIPER (Pays-Bas)

COMITE D'EDITION DU SYMPOSIUM DE RENNES :

R.M. ALBUQUERQUE de MATOS (Université de LISBONE) ; S.E.R.BAILEY (Université de MANCHESTER) ; E. BOUCAUD-CAMOU (Université de CAEN) ; B. BUISSON (Université de SAINT-ETIENNE) ; J. DAGUZAN (Université de RENNES) ; J. HELLER (Université de JERUSALEM) ; M. HERAL (IFREMER-LA TREMBLADE) ; P. LUBET (Université de CAEN) ; M. LE PENNEC (Université de BREST) ; A.LUCAS (Université de BREST) ; M.S. SHAFEE (INSTITUT AGRONOMIQUE ET VETERINAIRE HASSAN II DE RABAT).

****

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 Janvier 1969. Elle a pour but d'encourager toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration; aucune condition particulière n'est exigée pour être membre, personne physique ou personne morale. Le montant annuel de la cotisation est de 120 Frs pour les personnes physiques (non étudiants), 60 Frs pour les étudiants, 160 Frs pour les personnes morales (Laboratoire, Bibliothèque, Librairies, Sociétés...). Les demandes des anciens numéros d'HALIOTIS sont fixées à 100 Frs.

Chaque membre de la Société reçoit : 1°) la revue "HALIOTIS" (1 volume de 1 ou 2 numéros, séparés ou reliés, par an). 2°) des circulaires d'information. 3°) des circulaires bibliographiques (travaux malacologiques reçus au Siège Social de la SFM).

Toute demande d'adhésion ou de renseignements doit être adressée au Secrétariat de la Société.

Direction de la publication : J. DAGUZAN - Président de la S.F.M.
Gérants du volume : Claude POIZAT et Nardo VICENTE.

Imprimé à MARSEILLE - Faculté des Sciences
et Techniques St-Jérôme - 13013 MARSEILLE Dépôt légal : 1er trimestre 1989

La revue HALIOTIS est indexée par le Bulletin signalétique du C.N.R.S., Zoological Record et Referativniy Zhurnal.

SYMPOSIUM

de

RENNES

Pr 3966

SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

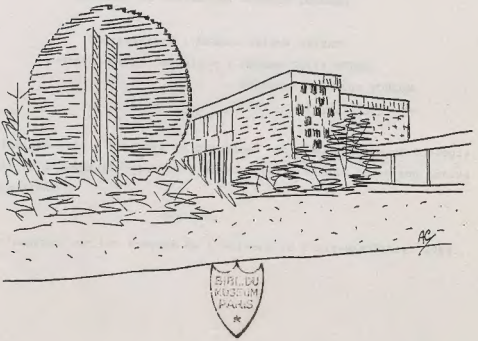
SYMPOSIUM

de

RENNES

(du 2 au 5 Septembre 1987)

Biologie appliquée à la Conchyliculture et à l'Héliciculture



COMITE DE PATRONAGE

du

SYMPOSIUM INTERNATIONAL SUR :

"Biologie appliquée à la Conchyliculture et l'héliciculture".

(RENNES, 2 - 5 Septembre 1987)

****

UNIVERSITE DE RENNES I

MINISTERE DE L'EDUCATION NATIONALE

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE (I.N.R.A.)

INSTITUT FRANCAIS POUR LA RECHERCHE ET L'EXPLOITATION DE LA MER (IFREMER)

INSTITUT TECHNIQUE DE L'AVICULTURE ET DES ELEVAGES DES PETITS ANIMAUX (ITAVI)

AGENCE NATIONALE DE VALORISATION DE LA RECHERCHE (ANVAR)

CONSEIL REGIONAL DE BRETAGNE

CONSEIL GENERAL D'ILLE-et-VILAINE

CONSEIL GENERAL DU MORBIHAN

CHAMBRE D'AGRICULTURE D'ILLE-et-VILAINE

VILLE DE RENNES

VILLE DE VANNES

COMITE D'ORGANISATION

Monsieur le Professeur Jacques DAGUZAN

Secrétariat : Madame Hélène BRIENT

Organisation technique : Madame Odile MEREL

: Monsieur Jean Luc FOULON

Le Comité remercie l'ensemble du personnel du laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie de l'Université de RENNES pour son active participation.

****

Volume imprimé sur les Presses de l'Université d'AIX-MARSEILLE. 1988.

SOMMAIRE

Liste des Participants. 1-6

Photo des Participants 7-8

COMMUNICATIONS. 9-10

THEME I : BIOLOGIE APPLIQUEE A L'HELICICULTURE : ACTIVITE, COMPORTEMENT, HIBERNATION, PARASITISME.

Présidents de séance : Professeurs BUISSON et HELLER.

BLANC A., BUISSON B. et PUPIER R.- Evolution en laboratoire du rythme spécifique d'activité de deux Mollusques Gastéropodes (Helix pomatia L. et Helix aspersa Müller) en situation de cohabitation sous différentes photopériodes. 11-21

BAILEY E.R.- Daily cycles of feeding and locomotion in Helix aspersa 23-31

LORVELEC O. et DAGUZAN J.- Contribution à l'étude de l'hibernation de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa, Müller) en conditions expérimentales contrôlées et à différentes époques de l'année. 33-45

AUPINEL P. et DAGUZAN J.- Etude du rôle de la photopériode sur l'activité métabolique de jeunes escargots Petits-gris (Helix aspersa Müller) et mise en évidence d'une phase photosensible. 47-55

CABARET J.- Localisation et infestation de Helix aspersa, hôte intermédiaire de protostrongle en Touraine. 57-67

MORAND S. et BONNET J.C.- Importance des Nématodes en héliciculture et méthode de prophylaxie. 69-75

THEME II - BIOLOGIE APPLIQUEE A L'HELICICULTURE : NUTRITION, CROISSANCE, REPRODUCTION.

Présidents de séance : Professeurs DAGUZAN et BAILEY.

GALLOIS L. et DAGUZAN J.- Recherches écophysiologiques sur le régime alimentaire de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa, Müller) (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). 77-86

LE MARTELOT-LE GUHENNEC M.- Evolutions pondérales du corps et de l'appareil génital de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa, Müller), juvénile, en fonction de la photopériode. 87-94

LE CALVE D. et DAGUZAN J.- Influence de la température d'incubation et du poids sur la durée du développement embryonnaire et le poids des nouveau-nés de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore) 95-104

DAGUZAN J. et VERLY D.- Etude expérimentale de l'effet de la densité sur la reproduction de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) 105-115

DUVAL A. et GIOVENAZZO.- Relation entre le développement morphologique et la maturation sexuelle chez l'escargot comestible Otala lactea (Müller) 117-122

THEME III - BIOLOGIE APPLIQUEE A L'HELICICULTURE ET A LA TEUTHYCULTURE :

REPRODUCTION, GENETIQUE, ELEVAGE.

Présidents de séance : Professeurs BOUCAUD et ALBUQUERQUE.

STAIKOU A. et LAZARIDOU-DIMITRIADOU M.- Connaissances actuelles sur la Bio-Ecologie de Helix lucorum L., en Grèce. 123-128

STAIKOU A., LAZARIDOU-DIMITRIADOU ,M. and KATTOULAS M.E.- Behavioural patterns of the edible snail Helix lucorum L. in the different seasons of the year in the field. 129-136

HATZIIOANNOU M., ELEUTHERIADIS, N., LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M. et KATTOULAS, M.E.- Contribution à la reproduction de l'escargot comestible Helix pomatia rhodopensis, Kobelt (1906) vivant dans la Grèce du nord-est. 137-141

MADEC L.- Origine et importance des différences affectant la forme et la taille des oeufs chez l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller). 143-152

ALBUQUERQUE DE MATOS R.M.- Contribution à l'étude des relations entre caractères qualitatifs et quantitatifs chez Helix aspersa. 153-164

DAGUZAN J.- L'élevage de l'escargot ou héliciculture, en France : état actuel et perspectives. Rapport de synthèse. 165-175

PANA E., LAZARIDOU-DIMITRIADOU M. and KATTOULAS M.E.- Differences of reactions between two populations of adult and juvenile snails Helix aspersa (Müller) in relation to high temperatures combined with high or low relative humidities. 177-182

MEDHIOUB A. et BOUCAUD-CAMOU E.- Etude de la maturation gonadique de la Seiche, Sepia officinalis L. des côtes normandes. 183-188

BOUCHAUD O. et DAGUZAN J.- Etude du développement de l'oeuf de Sepia officinalis L. (Céphalopode, Sepiidae) en conditions expérimentales. 189-200

BOUCAUD-CAMOU E.- L'aquaculture des Céphalopodes : évaluation et perspectives. Rapport de synthèse. 201-214

THEME IV : BIOLOGIE APPLIQUEE A LA CONCHYLICULTURE :

ECOLOGIE, CROISSANCE ET NUTRITION.

Présidents de séance : Professeurs LUCAS et SHAFEE.

COULLETQUER Ph.- Mortalité hivernale chez la Palourde japonaise Ruditapes philippinarum sur le littoral atlantique : aspects biochimique et écophysiologique. 215-226

PARACHE A.- Evolution de quelques paramètres de croissance des huîtres en élevage dans le bassin d'Arcachon de 1950 à 1986 : Premiers résultats. 227-236

SALAUN M., LE PENNEC M. et PAULET Y.M.- La prodissoconique de Pecten maximus : un indicateur de l'âge et de la croissance larvaire. 237-249

THEME V : BIOLOGIE APPLIQUEE A LA CONCHYLICULTURE :

REPRODUCTION ET PARASITOLOGIE.

Présidents de séance : Professeurs LUBET ET LE PENNEC.

TRITAR S. et LUCAS A.- Remarques méthodologiques sur le calcul du taux de fixation chez les Bivalves en métamorphose. 251-257

COCHARD J.C., CHEVOLOT L., YVIN J.C. et CHEVOLOT-MAGUEUR A.M.- Induction de la métamorphose de la coquille Saint-Jacques Pecten maximus L., par des dérivés de la tyrosine extraits de l'aigue Delesseria sanguinea Lamouroux ou synthetiques. 259-274

PAULET Y.M. et FIFAS S.- Etude de la fécondité potentielle de la coquille Saint-Jacques Pecten maximus, en Baie de Saint-Brieuc. 275-285

DORANGE G., PAULET Y.M., LE PENNEC M.- Etude cytologique de la partie femelle de la gonade de Pecten maximus récolté en Baie de Saint-Brieuc. I. Caractéristiques ultrastructurales des tissus somatiques. 287-297

DORANGE G., PAULET Y.M. et LE PENNEC M.- Etude cytologique de la partie femelle de la gonade de Pecten maximus récolté en Baie de Saint-Brieuc. II. Ovogenèse et lyse ovocytaire. 299-314

DEVAUCHELLE N.- La reproduction des Mollusques bivalves en écloserie. 315-324

FERNANDEZ CASTRO N., GUILLOU J., LE PENNEC J., CARDENAS LOPEZ J.J.- Le cycle sexuel de Cerastoderma edule L. (Bivalve : Cardiidae) à Brouennou (Finistère). 325-334

SHAFEE M.S. et LUCAS A.- Potentialités de la Lagune de Oualidia (Maroc) pour la culture des huîtres. 335-346

LE BRETON J., KHALFALLAH N. et LUBET P.- Etude épidémiologique préliminaire d'une parasitose à Proctoeces maculatus (Trematoda, Digenea) chez la moule de bouchot, Mytilus edulis L., sur la côte ouest du Cotentin (France). 347-356

MORCHID A.- Composition biochimique de la moule (Mytilus galloprovincialis Lmk) en élevage dans le Golfe de Fos (Méditerranée nord-occidentale). Variations saisonnières des classes de lipides et des acides gras. 357-371

GERARD A., SALAUN M., TRITAR S.- Critères de compétence des larves à la métamorphose chez Pecten maximus. 373-380

RESUME DES POSTERS. 381-384

LISTE DES PARTICIPANTS.

ALBUQUERQUE DE MATOS R.M.
Centro de genetica e Biologia molecular.
Université de LISBONNE (Portugal,

ALDANA-ARANDA Dalila
Institut Technologique de Merida,
YUCATAN. MEXICO (Mexique)

AUPINEL Pierrick
Unité Hélicicole de la Station INRA du Magneraud
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie,
Université de RENNES I.

BAHAMONDES-ROJAS Ingrid
Laboratoire de Biologie et Biochimie marines
I.U.T. LA ROCHELLE.

BAILEY. Stuart E.R.
Department of Environmental Biology of Manchester
University MANCHESTER (Angleterre,

BAUDET Joseph
Laboratoire de Biologie marine
Université de NANTES.

BEAUVAIS M.N.
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ

BENYAHIA Mohamed
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ

BIENFEILD K.
Lehrstuhl für Tierzucht der TU MUNCHEN
Université de MUNICH (R F A)

BIZET Chantal
Laboratoire d'Anatomie comparée
Université PARIS VII

BLANC Alain
Laboratoire de Biologie animale et appliquée
Université de SAINT-ETIENNE

BODOY Alain
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE.

BOISMERY Jean
Laboratoire de Zoologie
Université de CAEN.

BONNET Jean Claude
Unité Hélicicole du Magneraud
Centre INRA POITOU-CHARENTES - SURGERES.

BOUCAUD-CAMOU Eve
Laboratoire de Zoologie
Université de CAEN.

BOUCHAUD Olivier
Station de Biologie marine de l'Ile Bailleron
Université de RENNES I.

BOUCHET Philippe
Laboratoire de Biologie marine et Malacologie
Muséum National d'Histoire naturelle. PARIS.

BRIARD Pascal
Station de Zoologie INRA
COLMAR.

BUISSON Bernard
Laboratoire de Biologie animale et appliquée
Université de SAINT-ETIENNE.

CABARET Jacques
Station de Pathologie aviaire et Parasitologie
INRA TOURS-NOUZILLY

CHARRIER Maryvonne
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

CHETAIL Monique
Laboratoire d'Anatomie comparée
Université PARIS VII.

CHEVOLOT L.
UA 322 du CNRS - Faculté des Sciences de BREST.

CLAIREAUX Didier
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

CLANZIG Sylvain
Laboratoire de Biologie marine et Malacologie.
Ecole Pratique des Hautes Etudes - PARIS.

COCHARD Jean Claude
I.F.R.E.M.E.R. - Centre de BREST.

COOK A.
Department of Biology
Université ULSTER (Irelande du Nord).

COSTIL Katherine
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

CROCHARD C.
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

DAGUZAN Jacques
Laboratoire de Zoologie et D'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

DANIEL J.Y.
I.F.R.E.M.E.R. - Centre de BREST.

DAS A.
Laboratorium voorAlgemene Biologie.
Université ANTWERPEN (Belgique).

DE GRISSE André
Laboratorium voor Dierkunde.
Université de GAND - GENT (Belgique)

DESLOUS-PAOLI Jean Marc
I.F.R.E.M.E.R. - LA TREMBLADE.

DE SMET W.H.
Laboratorium voor Algemene Biologie
Université ANTWERPEN (Belgique).

DEVAUCHELLE Nicole
I.F.R.E.M.E.R.- Centre de BREST.

DIOURIS Marcel
Laboratoire de Physiologie végétale
Faculté des Sciences de BREST
Université de Bretagne Occidentale.

DONVAL Anne
Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences de BREST
Université de Bretagne Occidentale.

DORANGE Germaine
Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE Occidentale.

DUPOUY Jacques
Laboratoire de Biologie générale. Taxonomie expérimentale - Université de PERPIGNAN.

DUREL-EVENICOROSKI Nathalie
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

DUVAL André
Département de Biologie
Université LAVAL à QUEBEC (Canada)

FERNANDEZ Felipe
Laboratoire de Biologie général
Université de BARCELONE (Espagne).

FOURNIL Jean
Laboratoire d'Anatomie comparée
Université de PARIS VII.

GALLOIS Loïk
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

GERARD André
Ecloserie du Tinduff
Laboratoire LE DANTEC
C.N.E.X.O. BREST.

GIAMBERLINI L.
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

GIOVENAZZO Pierre
Département de Biologie
Université LAVAL à QUEBEC (Canada)

GOULLETQUER Philippe
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE.

GRUET Yves
Laboratoire de Biologie marine
Université de NANTES.

GUILLER Anne Monique
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

GUILLOU Jacques
Laboratoire d'Océanographie biologique.
Université de BREST.

HADJ KACEM-KAHALFALLAH Narjess
Institut de Biochimie et de Biologie appliquée
Université de CAEN.

HELLER Joseph
Département de Zoologie
Université de JERUSALEM (Israël).

HERAL Maurice -
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE.

HERRY Angèle
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

HOMMAY Gérard
Station de Zoologie - INRA.
COLMAR.

ITTI'EL Arraya
Département de Zoologie
Université de JERUSALEM (Israël)

JOLLIVET Didier
Station de Biologie marine de l'Ile Bailleron
Université de RENNES I.

JOSSES-PALIS Marie Ange
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

KATTOULAS M.E.
Laboratoire de Zoologie
Université de THESSALONIQUE (Grèce).

KLEIN-NOLAIS Dominique
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

LAMBERT Marie Cécile
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I

LAMOTTE Maxime
Laboratoire de Zoologie
Ecole Normale Supérieure ULM, PARIS.

LAZARIDOU - DIMITRIADOU Maria
Laboratoire de Zoologie
Université de THESSALONIQUE Grèce.

LE BRETON Jacques
Institut de Biochimie et de Biologie appliquée
Université de CAEN.

LE CALVE Dominique
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

LICOS J.R.
I.F.R.E.M.E.R. - Centre de BREST.

LE MARTELOT-LEGUHENNEC Marie
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

LE PENNEC Marcel
Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

LE ROUX Auguste
Station de Biologie marine de l'Ile Bailleron
Université de RENNES I.

LORVELEC Olivier
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

LOUVET Murielle
Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animale. Université de LIEGE (Belgique)

LUBET Pierre
Institut de Biochimie et de Biologie appliquée
Université de CAEN.

LUCAS Albert
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

MAAROUF Abdelmalek
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

MADEC Luc
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

MAHEO Roger
Station de Biologie marine de l'Ile Bailleron
Université de RENNES I.

MAILLARD Guy
Laboratoire de Biologie marine
Université de NANTES.

MAZURIER Pierre
I.F.R.E.M.E.R. - LA TREMBLADE.

MEDHIOUB Amel
Laboratoire de Zoologie
Université de CAEN

MENDEL J.
Versuchsgut für Tierzucht der TU MUCHEN
Université de MUNICH R F A

METIVIER Bernard
Laboratoire de Biologie marine et Malacologie
Muséum National d'Histoire naturelle - PARIS.

MOAL Jeanne
I.F.R.E.M.E.R. - BREST.

MORAGA Dario
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

MORAND Serge
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

MORCHID A.
Centre d'Océanologie de MARSEILLE.

MOUABAD Abdelmalek
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

NASSI Henri
Laboratoire de Biologie générale, Taxonomie expérimentale. Université de PERPIGNAN.

NEAUFORT Claude
Laboratoire d'Anatomie comparée
Université PARIS VII.

OCAGNA J.
Groupo JICA (Japon
Institut Technologique de MERIDA YUCATAN MEXICO.

ORIGNY Raymond
10, rue Ernest Renan
TOURS.

PAILLARD Christine
Laboratoire de Zoologie et d'Océanographie biologique
Faculté des Sciences de BREST.

PANA-KOYIMTZI E.
Laboratoire de Zoologie
Université de THESSALONIQUE (Grèce).

PARACHE Alain
I.F.R.E.M.E.R. - Centre d'ARCACHON.

PAULET Yves Marie
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

PIGEOT Jacques
Professeur de Sciences naturelles
Lycée Technique de ROYAN.

PIHAN Jean Claude
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

POULICEK Mathieu
Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animale. Université de LIEGE (Belgique).

PROU Jean
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE

PUPIER .
Laboratoire de Biologie animale et appliquée
Université SAINT-ETIENNE.

RAFIK Daou
I.F.R.E.M.E.R. - LA TREMBLADE.

RAZET Daniel
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE.

RAVAIL Brigitte
CNEXA - L'HOUMEAU
YERVE-SUR-MER.

REAL Anne-Marie
Laboratoire de Biologie Marine et Malacologie
Museum National d'Histoire Naturelle - PARIS.

REAL Guy
Institut Universitaire de Biologie Marine - ARCACHON.

REINHARDT T.
Lehrstuhl für Tierphysiologie der TU MUNCHEN
Universität in MUNICH (R F A)

RICHARD Georges
Laboratoire de Biologie Marine et Malacologie
Ecole Pratique des Hautes Etudes - PARIS.

RODRIGUEZ L.
Institut Technologique de MERIDA
Universidad Yucatan (MEXICO (Mexique)

ROSELL I.
Laboratoria de Biologia general
Universitat de Barcelona (Espagne)

SALAUN Michel
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

SAMAIN Jean François
I.F.R.E.M.E.R. - Centre de BREST.

SAURIAU Pierre Guy
Laboratoire de Biologie marine
Université de NANTES.

SHAFEE M.S.
Institut Agronomique et Vétérinaire HASSAN II
RABAT (Maroc)

STAIKOV A.S.
Laboratoire de Zoologie
Université de THESSALONIQUE.

TARDY Jean
Laboratoire de Biologie et Biochimie marines
I.U.T. LA ROCHELLE.

THONE Jean Pierre
Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animale. Université de LIEGE (Belgique).

TOURARI Abdellatif
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

TRITAR Slim
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

VAISSIERE Raymond
Laboratoire de Biologie et d'Ecologie marines
Université de NICE.

VAN ROMPU E.A.
Laboratorium voor Algemene Biologie
Universiteit ANTWERPEN (Belgique).

VERLY Dominique
Unité Hélicicole INRA du Magneraud.
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

WOLOWIEZ
I.F.R.E.M.E.R. - LA TREMBLADE.

ZAOUALI Jeanne
Institut National Agronomique
Université de TUNIS. (Tunisie).

RENNES - Septembre 1987.

Communications :

HALIOTIS, 19 (1989) : 11-21.

EVOLUTION EN LABORATOIRE DU RYTHME SPECIFIQUE D'ACTIVITE DE DEUX MOLLUSQUES GASTEROPODES (*HELIX POMATIA* L. et *HELIX ASPERSA MULLER*) EN SITUATION DE COHABITATION SOUS DIFFERENTES PHOTOPERIODES.

par

Alain BLANC, Bernard BUISSON, René PUPIER

Laboratoire de Biologie Animale et Appliquée, Faculté des Sciences & Techniques

23, rue du Dr. Paul Michelon — 42023 SAINT-ETIENNE Cedex (France)

ABSTRACT : EVOLUTION UNDER DIFFERENT PHOTOPERIODS OF SPECIFIC ACTIVITY RHYTHM OF TWO GASTROPODS MOLLUSCS (*HELIX POMATIA* L. and *HELIX ASPERSA MULLER*) IN COHABITING SITUATION.

Populations of *Helix pomatia*, on one hand, of *Helix aspersa*, on the other hand and mixed populations of *H. pomatia* and *H. aspersa* have been studied in the laboratory under T = 18° C, RH = 95 % and under artificial light cycles (LD 18:6, 16:8, 12:12). A nocturnal locomotion and food intake have been shown by statistical analysis of the data from eye observations (30 h) and video records (10 days). These rhythmic activities are well synchronized by the light/dark alternation. Nevertheless *H. pomatia* is more active at dawn and *H. aspersa* more active at dusk. There is no peculiar modification of activity distribution with the cohabiting *H. pomatia* and *H. aspersa*.

RESUME :

Des lots expérimentaux d'*H. pomatia* d'une part, d'*H. aspersa* d'autre part, et enfin des lots mixtes d'*H. pomatia* et *H. aspersa* (animaux prélevés dans la nature au printemps) sont élevés au laboratoire à 18°C et 95 % d'humidité sous des cycles lumineux artificiels LD 18:6, 16:8, 12:12. L'analyse statistique des données des observations directes (sur 30 heures) ou enregistrées (sur 10 jours) révèle une distribution essentiellement nocturne de la locomotion et des prises de nourriture. Ces activités sont en outre synchronisées avec une période de 24 heures par les facteurs externes (en particulier les cycles lumineux). Toutefois un décalage de phase du maximum d'activité apparaît entre les deux espèces, *H. pomatia* étant plus actif à l'aube, tandis que le pic survient en début de nuit avec *H. aspersa*. Aucune modification importante n'apparaît dans la distribution de ces activités chez les animaux placés en situation de cohabitation.

Mots clés : rythme quotidien d'activité, influence interspécifique, Escargots, photopériode, héliciculture.

Key words : daily activity rhythm, interspecific influence, snails, photoperiods, breeding.

INTRODUCTION

Lorsque deux espèces proches occupent dans un même espace la même niche écologique, leur compétition peut être limitée voire abolie par le facteur temps. Ainsi certaines fourmis tropicales illustrent ce phénomène et Lévieux et Louis (1975) ont observé que plusieurs espèces du genre *Camponotus* présentaient des maximums d'activité journalière décalés, pratiquant ainsi une meilleure utilisation de leur territoire commun. D'autres comparaisons intragénériques de ce type sont possibles, par exemple chez les insectes coprophages du genre *Geotrupes*

(Grosfilley com. pers.) ou les Mollusques Gastéropodes *Helix pomatia* et *Helix aspersa*.

Toutefois ces deux Pulmonés terrestres ne se livrent pas une concurrence aussi précise que les fourmis citées plus haut. Bien que leurs aires de répartition géographiques se recoupent largement, ils occupent sur le terrain des biotopes souvent différents. Mais leur mise en présence artificielle est à envisager car ces espèces, auxquelles il faut ajouter une sous-espèce d'Afrique du Nord, *Helix aspersa maxima*, représentent l'essentiel de la production hélicicole française. Quoique plusieurs études de rythme d'activité aient été menées sur ces escargots, et en particulier par notre laboratoire, aucune n'a tenté de mettre en évidence une quelconque influence interspécifique. Or, le décalage temporel qui existe entre les maximums d'activité de ces espèces permet d'envisager leur association, dans le cadre d'un élevage, pour augmenter la concentration des animaux.

Signalons enfin que les résultats peuvent varier selon les auteurs et leurs méthodes. Cela est particulièrement vrai dans le cas des études du comportement animal pour lequel les techniques d'observation apportent toujours des perturbations. C'est pourquoi les matériels et méthodes utilisés ici font l'objet d'un développement détaillés.

MATERIEL ET METHODES

Les Escargots de Bourgogne et petit gris ont été ramassés dans la nature quelques semaines avant les expériences. Dans tous les cas ces animaux adultes, comme en témoigne leur coquille bordée, sont soumis aux conditions physiques d'expérimentation durant les 15 jours précédant les observations. Des cycles lumineux artificiels de différentes photopériodes (18, 16 et 12 heures) caractérisent ces conditions expérimentales dont les autres facteurs, température et humidité relative, sont maintenus constants à respectivement 18° C et 95 %.

Les deux méthodes d'étude utilisées, enregistrements vidéo et observations directes, sont complémentaires puisque la première ne s'applique qu'à quelques individus mais durant 10 jours consécutifs, tandis que la seconde concerne plusieurs dizaines d'animaux observés pendant seulement 30 heures. Dans tous les cas la densité des escargots reste constante.

a) enregistrements vidéo

Un magnétoscope à plusieurs vitesses (Panasonic AG 6015) autorise jusqu'à 3 jours d'enregistrement en continu que l'on peut relire en 3 heures, accélération très compatible avec la lenteur des Escargots. Ces derniers sont marqués individuellement et les activités locomotrice et alimentaire de chaque individu sont prises en compte. Dans le premier cas un réseau à mailles carrées de 6 cm posé sur le bac d'expérience permet de mesurer les déplacements, la somme des carreaux parcourus étant notée à l'issue de chaque heure. La quantification des prises de nourriture est en revanche plus délicate puisqu'il apparaît très difficile d'estimer en continu le poids de nourriture ingérée. Aussi le critère retenu est-il le temps consacré à ce comportement selon une échelle horaire variant de 1 à 12, méthode qui suppose une vitesse d'ingestion des aliments constante à la fois dans le temps pour un animal et pour les différents individus. La nourriture est quant à elle disponible en permanence. Il s'agit d'une farine pour Escargots distribuée tous les 2 ou 3 jours grâce à un entonnoir sans ouvrir les bacs d'expérience. Cette opération, effectuée pendant les moments d'inactivité ne cause aucune perturbation aux animaux. Il n'en est pas de même du

nettoyage hebdomadaire qui provoque l'entrée en activité de la plupart des individus. Afin de minimiser son impact sur l'étude du rythme, cette manipulation est réalisée en fin de matinée alors que les Escargots sont au repos. Ainsi la bouffée de déplacements observée peut être considérée comme artificielle et elle n'est pas comptabilisée. Ce n'est qu'après 1 ou 2 heures, lorsque les animaux sont de nouveau inactifs, que la nourriture est distribuée. De cette façon l'activité déclenchée est brève et uniquement locomotrice ce qui limite son influence sur la manisfestation normale du rythme.

Ces enregistrements vidéo sont réalisés sous cycle LD 18:6 avec un groupe de 10 individus (5 Escargots de Bourgogne, 5 petit-gris) associés depuis les deux semaines précédant l'exprérience dans une enceinte de 36 x 24 x 12 cm de longueur, largeur et hauteur. L'éclairement diurne est fourni par des tubes fluorescents délivrant à l'intérieur des bacs d'expérimentation une lumière blanche d'une intensité de 1,2 W/m2 (enregistrements vidéo) ou de 1W/m2 (observations directes). Durant la nuit les expériences sont réalisées sous une lumière rouge (λ > 600 nm) de 0,4 W/m2, plusieurs auteurs ayant signalé la faible sensibilité des Pulmonés aux grandes longueurs d'ondes (voir la revue de Kerkut et Walker, 1975). Parallèlement, on étudie le comportement de 5 individus de chaque espèce placés dans une enceinte identique mais de part et d'autre d'une cloison rigide et opaque.

b) observations directes

Elles sont groupées en 3 séries. La première est le complément des enregistrements précédents et met en évidence les mêmes espèces sous des cycles lumineux identiques. Par contre les nombreux individus 70 petit-gris et 60 Escargots de Bourgogne (légèrement moins nombreux pour un problème de disponibilité au laboratoire), sont observés toutes les heures pendant un peu plus d'un cycle de leur activité quotidienne. Les deux autres séries d'observations directes sont effectuées avec des régimes lumineux différents (LD 16:8 et LD 12:12) correspondant à la gamme de photopériodes naturelles observées d'avril à septembre, durant la saison de croissance des animaux. Elles concernent 80 individus répartis en 2 lots monospécifiques de 20 Escargots servant de témoins et 2 autres où les espèces sont associées.

Les enceintes expérimentales mesurent 60 x 40 x 10 cm et sont partagées en 2 par une cloison longitudinale amovible. La série d'observations sous cycle LD 12:12 débute au jour J1 de la cohabitation des deux espèces par enlèvement des cloisons. Dans les autres cas (cycles LD 16:8 et 18:6) cette opération est effectuée quelques jours auparavant.

Avec un relevé toutes les heures les observations directes fournissent une information discontinue sur l'activité. Celle-ci est alors quantifiée par le nombre d'individus manifestant un comportement locomoteur ou alimentaire à l'instant de la mesure.

D'autre part, afin de déceler une éventuelle évolution du rythme, les expériences sont numérotées en fonction du nombre de jours qui les séparent de la date de mise en cohabitation. AInsi les observations en LD 16:8 sont échelonnées sur 4 semaines et celles en LD 12:12 sur 6 semaines. Durant cette période les nettoyages sont hebdomadaires et des distributions de nourriture ont lieu tous les 2 ou 3 jours sans ouvrir les bacs. De plus aucune opération n'est effectuée pendant les 24 heures précédant une expérimentation.

c) analyse mathématique

Le périodogramme chi^2 de Sokolove et Bushell (1978), permet la recherche de périodicités comprises entre 14 et 34 heures dans des séries chronologiques horaires d'au

moins 10 jours. C'est en effet à partir du seuil de 240 valeurs que la méthode supporte les fluctuations qui sont souvent importantes dans les données biologiques. Cette technique est appliquée aux résultats des enregistrements vidéo des groupes d'animaux en situation de cohabitation, comme à ceux des lots témoins.

Par ailleurs des observations précédentes montraient un décalage de l'activité globale des deux espèces et une recherche d'écart de phase a été entreprise. Sa mise en oeuvre fait appel à un algorithme simple qui suppose d'une part une périodicité et d'autre part une similitude importante entre les profils d'un cycle pour chacune des espèces. Ceci peut se traduire formellement par la relation $g(t) = a\ f(t) + b + \varepsilon$ où les fonctions g et f représentent les cycles observés, a et b sont des constantes de similitude et ε une variable aléatoire gaussienne centrée réduite. Les observations de 2 cycles sont représentées d'heure en heure par des nombres xi et yi ici indicés de 0 à 23, l'écart de phase est alors estimé par l'entier k_o qui minimise la quantité $Q(k) = \sum_{i=0}^{23} (X_{i+k} - Y_i)^2$, les X_{i+k} étant obtenus par périodicité. Au cours de l'expérimentation on s'est rendu compte que dans de nombreux cas l'hypothèse de linéarité ne pouvait être admise, et cette méthode n'a été appliquée que lorsqu'elle était acceptable. En effet le cycle de *Helix aspersa*, en particulier pour la locomotion, s'avère parfois nettement bimodal alors que celui de *Helix pomatia* est plutôt unimodal. Compte tenu des dissymétries observées il s'est avéré qu'une méthode aussi élémentaire que le calcul de la médiane permettait de mettre en évidence les décalages d'activité.

Signalons enfin que les graphiques issus des observations directes sont très irréguliers (Fig. 1A). Afin de supprimer ce tracé en dents de scie qui masque parfois l'allure générale des courbes, des lissages d'ordre 3 ou 5 ont été opérés par moyenne mobile pondérée (Fig. 1B)

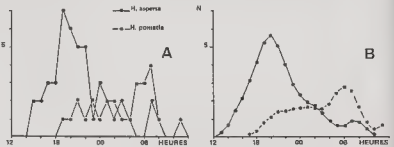


Fig.1 - Exemple de lissage
A : données issues des observations directes.
B : après lissage par moyenne mobile pondérée.
N = nombre d'individus actifs.

RESULTATS

a) enregistrements vidéo

Avec une activité en partie nocturne mais surtout présente à l'aube le groupe homo-spécifique d'Escargots de Bourgogne se distingue de l'autre lot témoin, celui des Escargots petit gris qui se révèlent plus nocturnes (Fig. 2A, B). Toutefois ces derniers montrent également un fréquent regain d'activité après l'allumage matinal. Les deux types de distribution se reconnaissent pour chacune des espèces placées en situation de cohabitation (Fig. 2C, D), avec cependant, dans le cas de *Helix pomatia*, une plus grande régula-

rité du taux d'activité d'un jour à l'autre pour les individus associés à des Escargots petit gris. Signalons d'autre part que les Escargots gros gris manifestent un rythme comparable à celui des petit gris avec cependant un pic matinal moins prononcé.

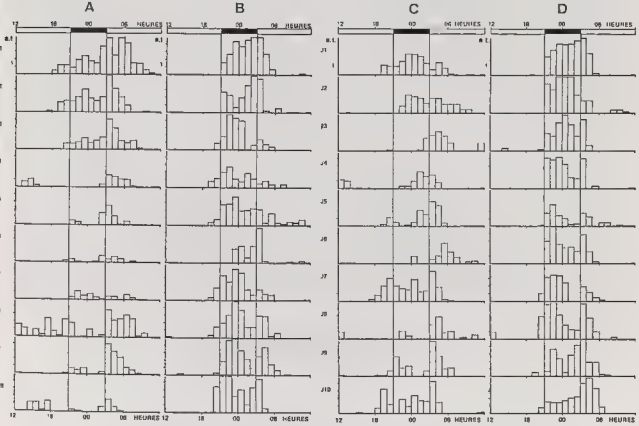


Fig. 2 – Activité totale (a.t.) de chacun des 4 groupes de 5 individus durant les 10 jours d'enregistrement vidéo sous cycles LD 18:6.

A et C : *Helix pomatia* groupes homogène et hétérogène (avec *H.a.*)
B et D : *Helix aspersa* idem (avec *H.p.*)

L'analyse de périodicité effectuée sur chacun des 4 groupes indique dans tous les cas une période possible à 24 heures (Fig. 3), durée pour laquelle Q(p) est maximum et bien au-dessus du seuil de signification à 99 % (ligne du chi ^{2}).

Converties sur 24 heures, les moyennes d'activité des 10 jours d'enregistrement mettent en évidence le caractère bimodal du rythme de *Helix aspersa*. En outre, la représentation séparée des déplacements et des prises de nourriture révèle que seuls les premiers présentent deux maximums, tandis que l'activité de nutrition est unimodale et centrée sur le premier pic locomoteur (Fig. 4B). L'Escargot de Bourgogne montre quant à lui une actvité locomotrice maximale à l'aube, sans lien étroit avec les prises de nourriture réparties tout au long de la nuit (Fig. 4A). Par ailleurs, le calcul des médianes relatives à chaque comportement donne un décalage de 2 à 3 heures. L'association des deux espèces ne modifie pas ces profils si ce n'est une légère avance de phase (1 heure) de la courbe d'alimentation de *Helix pomatia* (Fig. 4C, D).

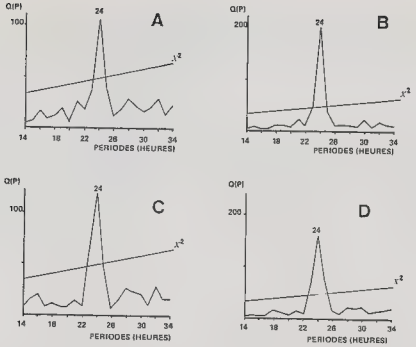


Fig. 3 - Périodogrammes chi^2 de l'activité totale sur 10 jours en LD 18:6
A et C : *Helix pomatia* groupes homogène et hétérogène (avec *H.a.*)
B et D : *Helix aspersa* idem. (avec *H.p.*)

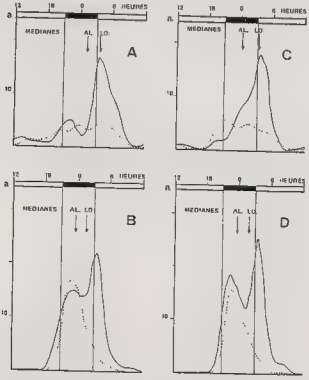


Fig. 4 - Moyennes journalières des activités (a) locomotrice (—) et alimentaire (...) de chaque groupe en LD 18:6.
A et C : *Helix pomatia* groupes homogène et hétérogène (avec *H.a.*)
B et D : *Helix aspersa* idem. (avec *H.p.*)

b) observations directes

Elles sont réparties en trois groupes d'expériences caractérisés par des photopériodes différentes. Une seule série d'observations a été effectuée sous cycles LD 18:6. Les résultats sont identiques aux précédents, c'est à dire une distribution unimodale et maximale à l'aube de l'activité des Escargots de Bourgogne, tandis que celle des petit-gris conserve sa dualité avec un pic matinal qui survient dès l'éclairement et ne comprend que des déplacements.

Réalisées sous un régime lumineux LD 16:8, les expériences suivantes comprennent trois séries de relevés effectués 5, 14 et 26 jours après la mise en cohabitation des différentes espèces. Cette situation ne semble pas modifier grandement les distributions spécifiques de l'activité, avec un pic peu après l'extinction dans le cas de *Helix aspersa*, alors que ce maximum apparaît à l'aube chez *Helix pomatia* (Fig. 6 C). Ces différences sont également visibles pour les deux lots d'animaux témoins (Fig. 6A et B) et on note par ailleurs l'absence d'un pic matinal chez le petit gris. Le regain d'activité à l'éclairement est parfois perceptible dans les données brutes, mais escamoté par le lissage des courbes. Toutefois il apparaît dans ces dernières lorsqu'il est bien marqué.

Enfin les calculs de déphasage indiquent une avance de phase de l'ordre de 5 à 6 heures pour le rythme des Escargots petit gris par rapport à celui des Escargots de Bourgogne.

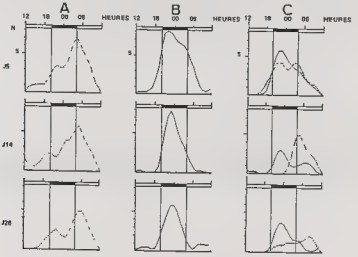


Fig. 6 - Observations directes sous cycles LD 16:8, effectuées 5, 14 et 26 jours après la mise en cohabitation. N = nombre d'individus actifs.

A et B : groupes homogènes de *Helix pomatia*, *Helix aspersa*
C : groupe hétérogène de *H. pomatia* (— —) avec *H. aspersa* (——)

La dernière série d'observations est comparable à la précédente mais réalisée en LD 12:12 sur une plus longue durée (6 semaines). En outre les relevés commencent le jour de la mise en situation de cohabitation (J1) par enlèvement de cloisons dans les bacs et sont poursuivis durant 48 heures. Les schémas d'activité des animaux témoins conservent

leurs caractéristiques jusqu'à la fin de l'expérience, avec néanmoins une baisse sensible du taux d'activité le 43e jour (Fig. 7A et B). Ces remarques s'appliquent également aux groupes "mixtes", chaque espèce suivant son rythme propre, sauf pour les Escargots petit gris très peu actifs le dernier jour (Fig. 7C). D'autre part les écarts de phase observés vont toujours dans le même sens, mais ils sont généralement plus grands (8 à 11 heures), confirmant que chaque espèce garde son profil d'activité, avec un déclenchement à l'extinction pour *Helix aspersa* qui est dans l'ensemble beaucoup plus régulier. Chez *Helix pomatia* le maximum matinal est en revanche plus variable et souvent précédé d'une grande activité nocturne.

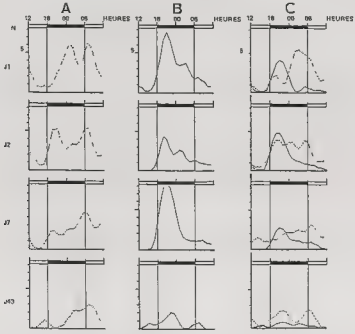


Fig. 7 — Observations directes sous cycles LD 12:12, effectuées 1, 2, 7 et 43 jours après la mise en cohabitation. N = nombre d'individus actifs.
A et B : groupes homogènes de *Helix pomatia*, *Helix aspersa*.
C : groupe hétérogène *H. pomatia* (—·—) avec *H. aspersa* (——).

DISCUSSION

L'alternance lumière-obscurité est classée par divers auteurs, notamment Lewis (1969), Tischler (1973) et Sokolove et al. (1977), comme le premier synchroniseur de l'activité locomotrice des Gastéropodes terrestres. C'est pourquoi ces expériences ont été conduites sous les variations de ce seul facteur, par ailleurs très facile à mettre en oeuvre. Les cycles LD 18:6 utilisés correspondaient à l'éclairement naturel au moment de l'expérimentation, et les deux cycles (LD 16:8 et LD 12:12) ont été choisis pour montrer les résultats de la cohabitation avec des photopériodes plus courtes. Toutefois ces expériences restent à réaliser en nuits longues, conditions difficilement applicables à cette époque de l'année car elles perturbent les animaux. En effet Jeppessen et Nygard (1976) d'une part,

et Bailey (1981) d'autre part ont signalé l'existence d'un rythme circannuel endogène chez respectivement *Helix pomatia* et *Helix aspersa*. Notons par ailleurs que contrairement aux conditions naturelles, ces changements de l'intensité d'éclairement sont brusques, des observations précédentes (Blanc, 1985) ayant montré que cela ne modifie pas l'entraînement du rythme. De plus cela permet de situer de façon précise les variations d'activité par rapport à l'alternance jour-nuit.

Les enregistrements vidéo permettent d'observer en continu les comportements d'une petite population d'Escargots. Si la quantification de l'activité locomotrice en fonction de la distance parcourue ne présente pas de difficultés, celle de l'activité de nutrition suppose une vitesse d'ingestion des aliments constante, convention qui peut être approximative comme le serait la même hypothèse appliquée à l'allure des animaux lors de la locomotion. Cependant cela permet de mesurer instantanément les prises de nourriture et les ajouter aux déplacements pour obtenir un indice d'activité totale. Cette association, algèbriquement curieuse de minutes et de centimètres se conçoit du point de vue éthologique dans la mesure où l'on définit, comme ici, un maximum d'activité horaire comparable pour ces deux comportements. Par ailleurs, ces études de longue durée autorisent une recherche de périodicité, qui dans le cas présent, confirme l'entraînement du rythme par les variations lumineuses journalières. Cette période de 24 heures justifie les observations directes conduites durant un seul cycle de l'activité.

Etudiée individuellement chaque espèce révèle une distribution temporelle des activités caractérisitique. Mais cette tendance se dégage d'une étude globale, et les observations journalières témoignent d'une importante variabilité à la fois individuelle et d'un jour à l'autre pour un même individu. Ce dernier cas peut s'expliquer par l'apparition, tous les 3 à 5 jours, d'une très faible activité quotidienne, phénomène décrit par Bailey (1975) sur l'Escargot petit gris et par Wells (1944) avec l'Escargot de Bourgogne. Nos observations ont aussi révélé des interruptions d'activité pendant plusieurs cycles consécutifs. Ces fluctuations sont peut-être une composante normale du rythme dans la nature, mais il ne faut pas négliger, du moins pour l'Escargot de Bourgogne, une possible gêne causée par les conditions artificielles du laboratoire, conditions que les Escargots petit gris supportent beaucoup mieux comme en témoigne la réussite de leur élevage en bâtiment.

La même remarque s'applique au comportement de nutrition, globalement moins fréquent chez l'Escargot de Bourgogne que chez ses congénères. De plus, l'examen de la distribution de cette activité permet d'établir une autre différence entre ces espèces. Les prises alimentaires de *Helix aspersa* sont en effet toutes regroupées en un pic du début de nuit, centré sur celui des déplacements. L'activité totale est alors maximale peu après l'extinction, dans un délai de 1 à 2 heures en LD 18:6 et de 2 à 4 heures pour les photopériodes plus courtes, décalage également signalé par Bailey (1975). En revanche les Escargots de Bourgogne se nourrissent durant toute la nuit et un peu plus à l'aube. Ce maximum a cependant déjà été observé, et de façon plus nette, dans la nature ou au laboratoire, Blanc et Buisson (1980, 1987). Souvent noté lors des observations directes, il est présent mais peu marqué (Fig. 4A) tandis que les déplacements, beaucoup plus réguliers, sont maximaux à l'éclairement.

Les Escargots petit gris se signalent au même moment par une reprise de l'activité.

Ce second pic est essentiellement locomoteur et le marquage individuel des animaux permet de rejeter l'hypothèse d'individus actifs le soir tandis que d'autres le seraient le matin. Très net dans les moyennes calculées à partir des 10 jours d'étude, ce pic est également noté lors des observations directes effectuées en LD 18:6. Pour les autres photopériodes sa présence est plus irrégulière, mais ces fluctuations se dégagnent aussi de l'examen jour par jour des enregistrements vidéo.

Les déplacements matinaux peuvent être interprétés dans la nature comme la recherche d'un abri où passer la journée. Bailey (1975) les a enregistrés chez des Escargots élevés dans des parcs extérieurs, mais il note leur disparition en laboratoire. De même, Sokolove et al. (1977) signalent chez la Limace la fréquente apparition d'une activité bimodale avec les animaux fraîchement récoltés, alors que ceux élevés un certain temps au laboratoire montrent toujours un seul pic en début de nuit. Ainsi la recrudescence d'activité à l'aube se manifeste irrégulièrement et semble disparaître au laboratoire, conditions dans lesquelles la recherche d'un abri devient moins impérieuse. Ce n'est cependant pas toujours le cas, puisque sous divers régimes lumineux, Beeston et Morgan (1979) décrivent la persistance et le caractère endogène des deux pics d'activité d'un Gastéropode aquatique. Nos observations soulignent seulement que cette particularité du rythme de l'Escargot petit gris n'est pas affectée, du moins à court terme, par la présence d'Escargots de Bourgogne.

Plus globalement la distribution temporelle de l'activité caractéristique de chaque espèce n'est pas modifiée par la cohabitation. La recherche d'écart de phase révèle une avance des Escargots petit gris sur les Escargots de Bourgogne. Ces décalages augmentent avec la durée de la nuit, mais sans souligner une influence de la cohabitation. La seule modification apportée par cette situation semble être une plus grande régularité de l'activité de *Helix pomatia*, associée à une légère avance des prises de nourriture. Souvent observé entre individus de la même espèce, l'entraînement cette fois interspécifique des Escargots de Bourgogne par les Escargots petit gris, plus réguliers, peut expliquer ce phénomène.

Cette première approche comportementale n'établit pas de contre indications majeures à l'association des deux espèces. Cependant les deux courbes de prise de nourriture superposent durant une partie de la nuit et cette augmentation de la densité autour des mangeoires peut induire une gêne du développement. Peut-être est-elle aussi responsable de la baisse prononcée d'activité des Escargots petit gris observée après 43 jours de cohabitation. Des mesures de croissance pondérale à plus long terme sont en cours pour répondre à ces questions.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAILEY, S.R., 1975. The seasonal and daily patterns of locomotor activity in the snail *Helix aspersa* Müller and their relation to environmental variables. Proc. malac. Soc. Lond., 4 : 415-428.

BAILEY, S.R., 1981. Circannual and Circadian Rhythms in the Snail *Helix aspersa* Müller and the Photoperiodic Control of Annual Activity and Reproduction. J. Comp. Physiol., 142 : 89-94.

BEESTON, D.C., and MORGAN, E., 1979. The effect of varying the light:dark ratio within 24 h photoperiod on the phase relationship of the crepuscular activity peaks in *Melanoides tuberculata*. Anim. Behav., 27 : 292-299.

BLANC, A., et BUISSON, B., 1980. Les activités quotidiennes d'une population d'Escargots de Bourgogne dans la nature. Haliotis, 10 : 29-32.

BLANC, A., 1985. Etat actuel des connaissances sur le rythme d'activité de l'Escargot de Bourgogne. ITAVI. Journées Nationales de l'Héliciculture. Paris.

BLANC, A. et BUISSON, B., 1987. Rythme circadien d'activités comportementales de l'escargot de Bourgogne (*Helix pomatia* L.) et influence des principaux facteurs externes périodiques. Haliotis. (résumé de poster à paraître).

JEPPESEN, L.L., and NYGARD, K., 1976. The influence of photoperiod, temperature and internal factors on the hibernation of *Helix pomatia* L. (Gastropoda, Pulmonata). Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 139 : 7-20.

KERKUT, G.A., and WALKER, R.J., 1975. Nervous system, eye and statocyst (Pulmonates, 1) Academic Press, London, New York, San Francisco.

LEVIEUX, J. et LOUIS, D., 1975. Comportement alimentaire et régime de *Camponotus vividus* (Smith) (Hymenoptera Formicidae). Insectes Sociaux, Paris, 22 : 391-404.

LEWIS, R.D., 1969. Studies on the locomotor activity of the slug *Arion ater* L. I. Humidity temperature and light reactions. Malacologia, 7 : 295-306.

SOKOLOVE, P.G., BEISWANGER, C.M., PRIOR, D.J., and GELPERIN, A., 1977. A circadian rhythm in the locomotor behaviour of the giant garden slug *Limax maximus*. J. exp. Biol., 66 : 47-64.

SOKOLOVE, P.G., and BUSHELL, W. N., 1978. The chi square periodogram : its utility for analysis of circadian rhythms. J. Theor. Biol., 72 : 131-160.

TISCHLER, V. W., 1973. Zur Biologie und Ökologie der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) Faun. Ökol. Mitt., 4 : 283-298.

HALIOTIS, 19 (1989) : 23-31.

DAILY CYCLES OF FEEDING AND LOCOMOTION IN *HELIX ASPERSA*.

by

Stuart E.R. BAILEY
Department of Environmental Biology, University of Manchester, MANCHESTER M13 9PL, England.

RESUME : LES CYCLES DIURNAUX DE CONSOMMATION ET DE LOCOMOTION CHEZ LE PETIT GRIS *HELIX ASPERSA*.

La Cinématographie accélérée a été employée pour l'étude des mouvements et heures de nourriture des escargots Petits-gris adultes, *Helix aspersa*, nourris de feuilles de choux dans des cages de dimensions différentes. Des études sur des adultes et des jeunes ont été faites par vidéo, sous éclairage infra-rouge. L'humidité du terrain est une condition importante de leur activité. Les animaux se meuvent pendant 67 % des nuits. Ils se nourrissent pendant 41 % des nuits dans la grande cage et pendant 74 % des nuits dans une petite cage. Toutefois, chaque nuit, les escargots actifs passent environ 3 heures en mouvement et 2 heures en se nourrissant, ceci indépendamment des dimensions de leur cage ; les jeunes se nourrissent moins (environ 1 heure). Après leur repas, les escargots continuent en général à se déplacer sur leur nourriture, pendant 2 h environ. Les activités se partagent en plusieurs périodes chaque nuit, entrecoupées de périodes inactives. 63 % de la consommation alimentaire ont lieu entre le coucher du soleil et minuit ; en dehors de ces repas qui tendent à dépasser une période minimale, les activités n'ont pas de durée fixe. Après quelques jours dans la grande cage, les escargots Petits-gris ont établi une routine régulière, restant le jour sur les roches et allant directement chercher leur nourriture la nuit.

MOTS-CLES : Bilans des temps diurnaux, Consommation, Fourrage, *Helix aspersa*.

ABSTRACT :

Time lapse cinephotography has been used to study the movements and times of feeding of the snail *Helix aspersa* , fed on cabbage leaves in arenas of different dimensions. Studies of adults and juveniles by video in infra-red light have also been made. Soil moisture is an important determinant of their activity. The animals move on 67 % of nights and feed on 41 % of nights in the large arena, and feed on 74 % of nights in a small arena. Overall, active snails spend about 3 hours moving and 2 hours feeding each night, independent of the dimensions of the arena : juveniles feed less (about 1 hour). In addition they spent about 2 hours moving over the food, usually after the meal. The activities are divided into several periods each night, interspersed with periods of inactivity. 63 % of feeding takes place between dusk ans midnight : apart from these meals, which tend to exceed a minimum period, the activities have no fixed duration. After a few days in the large arena, the snails have established a regular routine, roosting by day on the rocks and making direct excursions to and from food each night.

KEY-WORDS : Daily activity budget, Feeding, Foraging, *Helix aspersa*.

INTRODUCTION.

We know about many effects of rearing conditions such as temperature, daylength, and density on the growth and reproduction of snails thanks to the work of, for example, DAGUZAN (1985) and GOMOT, ENEE, and LAURENT (1982). A knowledge of the natural ecology and behaviour of the species might have further economic advantages in improving heliciculture, yet we know little about that natural state.

Field studies of marked snails show that many remain close to the site of initial capture throughout the year (DAN, 1978), but nocturnal foraging ranges cannot be determined

from daytime recaptures. Moreover, the information is all gathered from re-captured animals. The animals which are not re-captured may forage more widely, ans would be less likely to be found again. Time-lapse photography is limited to the area the camera can cover, but it allows a detailed analysis of how animals use foraging space. It also allows a fuller categorization of activity budgets than many laboratory trials in which the animal is recorded as active, shen it is moving, but inactive when it may be resting, or feeding, copulating, egg-laying etc.

Therefore, the aims of this study were :

- to record the time spent on different activities over several nights,
- to record any re-distribution of time between different activities in different conditions, and,
- to record differences in budgets between adults and juveniles. In addition, I wanted to study, in a large arena,
- to what extent a snail uses the same roost site and feeding site day after day, and,
- how this system of use develops in a novel environment.

MATERIALS AND METHODS

Observations were made on a group of 6 adults in a large arena over 47 days, and on 9 adults in a smaller arena for 5 days using time-lapse cinephotography. The snails were fed on cabbage leaves throughout. Later, a group of 10 adults and a group of 10 juveniles (13 - 19 mm diameter) were filmed in indentical small arenas placed side by side, using an infra-red sensitive videocamera and a time-lapse videorecorder. The animals were filmed for 5 days feeding on carrot slices (Table 1). All animals were obtained from limestone cliffs of the Great Orme on the North Wales coast at Llandudno, and used within 3 days of collection. The shells were painted in clearly recognisable patterns with rapid-drying cellulose paints.

The large arena measured 153x104 cm, and was filled with 5 cm of soil. The walls of the arena were of painted wood 10 cm high, surmounted by a 6V AC electric fence. Two groups of 2 pieces of limestone and 2 pieces of wood were placed at the back of the arena and two cabbage leaves, which were re-placed every second day, were placed near the front (see day 3, fig. 4). Water from four mist sprayers was sprayed onto the arena for 10 minutes daily. A 16 mm cine camera and 40 W fluorescent light were suspended 1.75 m above the arena. The light was on for 12 hours a day. The single frame release of the camera was triggered by a solenoid from an electronic intervalometer which fired the camera and an automatic flash gun every 3.5 minutes. The arena was housed in a dark room with a temperature of 17°C by day and 15°C by night.

The cine-camera was also used to film snails in a smaller arena, 46x46 cm. The animals were confined to the arena by tacking strips of dried blotting paper impregnated with saturated salt solution to the edges of the box. The filming was carried out in laboratory temperatures (21°C by day, 17°C by night) and normal daylight.

The videorecordings were made inside a dark room at a constant 17°C, using two arenas 30x30 cm, filled with peat and sand, with a salt-impregnated blotting paper barrier around the edges. The arenas were illuminated for 12h a day by two 20 W fluorescent lamps, and continuously by a 25 W photographic safelight fitted with Wratten 87 B infra-red filters. The videocamera was a Panasonic WV-1850-IR With ER Newvicon tube and a wide-angle auto-iris lens. The recorder was a Panasonic AG6010 recording at 1 frame per second.

Films were analysed frame by frame with a motion analysis projector, videos with a flat screen 14 inch monitor. The times of start and finish of each activity were recorded for each snail from noon to the following noon. In addition, film from the large arena was analysed by tracing the position of each animal onto a sheet of paper.

RESULTS.

1. Time budgets.

The types of activity recorded were resting (R), moving (M), feeding (F), courting and copulating (C)n and non-feeding movements over food (fm). In an fm sequence, the animal moves over food and turns back at the edge of the food to stay on it. In contrast, a fedding animal moves only its head from side to side, and a moving animal merely crossing food does not turn back at the edge. Snails were not active every night : in the large arena, on average a snail moved on only 67 % of nights and fed on only 41 % of nights (Table 1). Non feeding movements on food were seen on almost every night when the animal fed. When an animal was active, it spent 2-3 h moving, usually about 2 h feeding, and 1-2 h in non-feeding movements on food. Each activity (M, F, fm) occurred in discrete bouts, there being approximately 4 bouts of movement, 3 feeds, and 2 fm sequences. In addition, there were 2-3 rest intervals in the night.

Table 1

Time budgets - Budgets des temps.

(M = moving *se mouvant*, F = feeding *se nourrissant*, fm = moving over food *se traînant sur la nourriture*, R = rest periods *périodes de repos*.)

arena size *taille de la cage*		1.6m² cine	0.2m² cine	0.1m² video	0.1m² video	0.1m² video	0.1m² video
technique							
food *nourriture*		cabbage/*choux*				carrot/*carotte*	
stage *stade*		adult	adult	juv.	adult	juv.	adult
nights *nuits*		47	5	16	16	5	5
number of animals *nombre d'animaux*		6	9	10	10	10	10
% (animals x nights) active	M:	67	89	34	32	64	84
% *(animaux x nuits) actif*	F:	41	78	18	14	60	74
	fm:	44	49	16	12	58	60
hours active each night*	M:	2.9	3.0	2.4	1.5	2.4	2.4
*heures actives chaque nuit**	F:	2.2	2.2	1.1	2.4	1.9	4.3
	fm:	2.1	1.5	0.8	0.9	0.5	0.7
number of periods of activity	M:	3.3	6.6	3.9	2.6	4.0	3.6
and rest each night*	F:	2.8	2.9	1.9	2.9	2.7	2.6
nombre de périodes d'activité	fm:	3.4	1.2	2.6	3.4	2.3	1.9
*et de repos chaque nuit**	R:	2.1	3.8	2.9	2.3	2.1	2.2
mean duration of periods of	M:	51	28	38	36	35	39
activity or rest	F:	45	49	35	50	42	98
duration moyenne de périodes	fm:	32	53	19	16	13	21
d'activité et de repos	R:	102	91	134	140	113	122

* excluding inactive animals *animaux inactifs non compris*

In both the video-films, where comparisons between juveniles and adults were made, the juveniles spent less time feeding than adults on both cabbage and carrot, although they spent as long (or longer) moving (Fig.1).

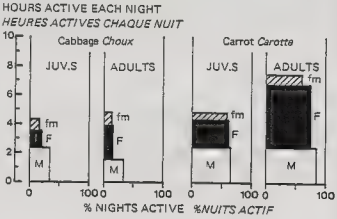


Fig. 1. Mean number of hours activity and percentage of nights active in the small cages. Nombre moyen d'heures passées en activité, et pourcentage des nuits actif dans les petites cages.

Four copulations occured among the animals over the 47 day filming period in the large arena. The animals remained together for 10 to 19. One animal mated 3 times at intervals of 12 and 15 days, another twice with an interval of 15 days. In addition, three unreciprocated courtships were seen, one a few hours before a successful courtship with a different partner, the others 13 and 15 days after previous copulation. No egg-laying was seen.

It was clear in the two longest experiments that level of activity was very dependent on the moisture levels. Conditions in the 16 day video trials were much drier than in the 5 day video trial. This affected the number of animals active, but not the amount of time an active animal spent moving. Dry conditions were experienced by snails in the large arena during the first two weeks. In that period, snails roosted significantly more often on the walls than they did later in the trial : on arousal, the snail would climb the wall and recieve an electric shock which tended to inhibit further activity.

2. Daily rhythms of activity.

The emergence of roosting snails each evening was at a maximum a few minutes after dark (Fig. 2). Many animals were slow to move away from their roosts, and many made small movements which appear to be shell-cleaning activity. These slight movements were often seen in snails which did not move away that night. In the large arena, the snails arrived at food 2h after starting to become active. 67 % started to feed immediately, the others moved over food and fed a little later. Three hours after starting to feed, 15 % were still feeding, 30 % were moving over food, 10 % were moving in soil, and the remainder were resting. Snails tended to move off food before resting, sometimes returning to their roost. Snails moved significantly faster when travelling to food than when returning to their roosts (Table 2). The first meal each night lasted about 1 h, later meals lasted only about 20 min. Only in the first meals was there any indication that the meal had a fixed lenght : later meals and all other activities and inter-activity rest periods were of no fixed duration (Fig. 3). Activity ceased shortly before lights-on in the large arena, the animals returning from food well before then. In contrast, sunrise triggered a massive burst of activity in the small arena.

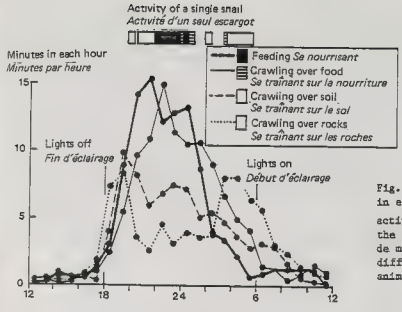


Fig. 2. Mean number of minutes in each hour spent in different activities by the 6 animals in the large arena. Nombre moyen de minutes par heure passées en différentes activités par les 6 animaux dans la grande cage.

Table 2

Speeds of crawling on different substrates in the large arena (± standard deviation) in $cm.h^{-1}$. Number of tracks measured shown in brackets.

Vitesses de mouvement sur les substrats divers dans la grande cage (± déviation normale) en $cm.h^{-1}$. Nombre de pistes indiqué entre parenthèses.

crawling on soil away from food *s'éloignant sur le sol de la nourriture*	crawling on soil towards food *s'approchant sur le sol vers la nourriture*	crawling over rocks *se traînant sur les roches*	crawling on arena walls *se traînant sur les murs*
112.9±58.3 (138)	140.8±50.7 (57)	72.8±39.4 (123)	72.1±43.1 (71)

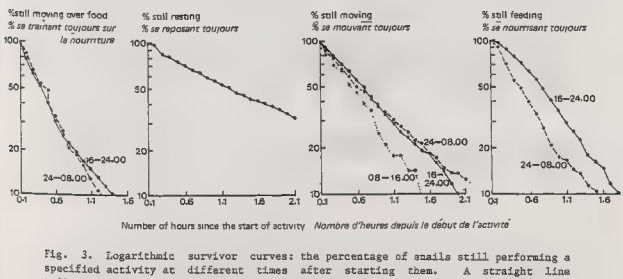


Fig. 3. Logarithmic survivor curves: the percentage of snails still performing a specified activity at different times after starting them. A straight line indicates an indeterminate period. A convex line (e.g. feeding before midnight) indicates a fixed period. Courbes logarithmiques des survivantes: les pourcentages d'escargots occupés dans une activité specifique à différentes périodes après le début des activités. Une ligne droite indique une durée indéterminée. Une ligne convexe (p. ex. se nourrissant en avant de minuit) indique un durée fixe.

3. Establishment of an efficient foraging pattern.

When first introduced into the arena, the animals either became inactive by settling on the walls of the arena, or showed exploratory movements over the soil, roosts, walls and food (Fig.4). After this exploratory phase, the snails tended to move from a roost site on the rocks to food (visiting the nearer food 4 times more often than the farther) and back by a fairly direct route (returning to the nearer rocks 10 times more often than to the farther ones). In the 130 animal nights when activity occured in the large arena, 85 snails started out from a roost on the rocks (the others were on the walls or already on the food). 46 of those 85 returned to the same roost. The remainder remained on food (11), moved to the wall (16), moved first to the original roost and then on to the other rocks (7), or moved directly to the other roost (5). The snails settled onto their roosts only after continuously tracing and retracing their path over the roost. They choose particular areas of the rocks, or, in the small arenas, a particular corner of the wall, and tended to cluster together. However, they very rarely returned to the exact same spot.

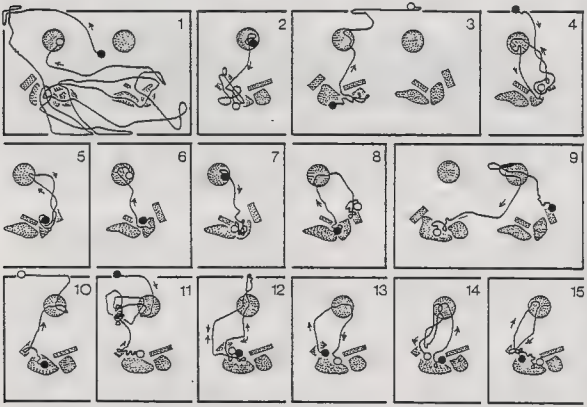


Fig. 4. Track of a single snail for the first 15 nights in the large arena. Note exploratory movements on first night. After a few days, direct routes are established. Route d'un seul escargot durant les premières 15 nuits dans la grande cage. Remarquez les routes explorateurs pendant la 1ère nuit. Après quelques jours les routes directes sonts établies.

The snails clearly tended to leave and return to the rocks from the ends of the wooden blocks. They arrived at food with no mean angular deviation from the point they leave the roosts, and the angle at which they leave the food had a mean deviation of only 2° from the point at which they then contact the roost (Fig.5). There is some slight evidence of trail following : of 7.70 m of trail laid one night, only 1.23 m overlapped the 16.97 m of trails laid in the previous 10 days. When Townsend's technique (1974) was used to compare this to the 0.38 m which might occur at random, the level of trail following proved significant at the 1 % level. Snails only overlapped with 5 % of their own trails laid the same night, and most of the overlap occurs as an immediate re-tracing of the animals' path.

	ANGLE	n	z	p
α	0°±47°	116	51.5	.01
β	-2°±47°	117	51.4	.01
γ	+12°±60°	116	23.0	.01

Fig. 5. Mean angles and angular deviations of outwards and return paths of feeding excursions. Probability of a random distribution, p, given by z where $z=nr^2$ and r is the mean vector.
Moyennes des angles et déviations angulaire des routes d'excursions alimentaires aller et retour. Probabilité d'une distribution au hazard, p, donnée par z, où $z=nr^2$ et r est le vecteur moyen.

DISCUSSION.

Although activity is curtailed under dry conditions, and even under good conditions an individual sometimes remains inactive, the time budgets of active animals are similar in the different arenas. This suggests that the species is adapted to situations where conditions are not suitable every night. Although the total time spent moving was similar in the large and medium arenas, there were twice as many, but shorter, bouts of movement in the medium arena. This, in part, was because the animals were aroused by collisions from other individuals may be a response to an exogenous stimulus rather than the expression of a second endogenous rhythm found by BAILEY and LAZARIDOU-DIMITRIADOU (1986). SOKOLOVE et al. (1977) reported that slugs lost the dawn peak after a few days experience of the novel environment.

It is perhaps surprising that juveniles, while moving as long as adults, fed for a shorter time. Perhaps they have a greater assimilation efficiency, or perhaps they feed faster. WEDGWOOD and BAILEY (in press,a) have shown that small *Deroceras* take relatively larger individuals. WEDGWOOD and BAILEY (in press, b) also recognized the problem of deciding whether a slug is feeding when in contact with food. Many herbivores, e.g. cattle (HAFEZ, SCHEIN and EWBANK, 1969), at first graze intermittently and their selectivity is low, but grazing later becomes steadier and selectivity increases. The fm sequences which tend to follow feeding may reflect an increase in selectivity by the snails. Usually, at the end of a meal, the animal leaves the food and may return to the roost site to rest. In nature, such behaviour would reduce the risk of predation, even accidental predation by large herbivores such as sheep. Another possible advantage is that *Helix*, which prefers large, growing

vegetation, leaves the plant still relatively intact and probably able to recover. RUNHAM and HUNTER (1970) point out that slugs are important agricultural pests not because of the slight loss of yeild, but because of the enormous spoilage they cause.

Copulations appeared to have a 12-15 day interval : LIND (1976) described a 7-10 day interval between matings in *Helix pomatia*. LIND (1973) also suggests that the long post-copulatory pause before the animals separate allows the spermatophore to be taken up without drying out. It is interesting that egg-laying does not appear to follow copulation : perhaps these hermaphrodites attempt to deposit sperm with several partners, if egg-laying, which is a long process usually continuing after dawn, poses a heavy predation risk.

A pattern of direct movements between food and roost was established after a few nights exploration. The exploration follows the patterns suggested by BAKER (1978, p.374) from an examination of the movements of *Derocerus* recorded by NEWELL (1966), of an extension of the area covered by the outward journey rather than a direct retracing. ROOST sites are pivotal points in exploration and are extensively covered. The movements between roost and food are reminiscent of the often cited homing behaviour of this species (e.g. TAYLOR, 1912). Field observations (DAN, 1978) suggest that individual *Helix aspersa* share a number of roost sites with conspecifics, and this is consistent with the switching between roosts and feeding sites seen in the large arena.

POLLARD (1975) and EDELSTAM and PALMER (1950) recorded seasonal migration in *H. pomatia* and POLLARD showed the movements occurred in both directions along a hedgerow, suggesting individuals were returning to a specific and traditional site rather. Choice of a traditional hibernation site is a valuable alternative to on-the-spot assessment, either if the animal has not the necessary sensory apparatus to make a valid assessment, or if the selection must be made before the conditions which make the site suitable become apparent. The same reasons govern the choice of a traditional site for a daytime roost, providing shelter from desiccation and predation, although it must also be within commuting distance of food.

The high degree of precision of journeys between roost and food suggest the animals are using navigational cues. However, outward and return journeys rarely overlap, and trail following is not used extensively. Perhaps, like signposts for humans, trails are used only occasionally to affirm a direction. FARKAS and SHOREY (1976) have shown *H. aspersa* can follow a food odour upwind. The relatively long time spent crawling around the eventual roost site suggests the site is chosen with care. *Limax flavus* (Gelperin, 1974) and *L. pseudoflavus* (Cook 1979) are capable of homing to the roost odour, and veronicellid slugs prefer shelters used by conspecifics (DUNDEE, TIZZARD and TRAUB, 1975). Topography may also have an initial role influencing the shape that trails acquire : thus the wooden blocks initially point the direction to food, but may later come to acquire a specific odour from the trails sufficient to act as homing beacons.

REFERENCES.

BAILEY, S.E.R. and LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M.,1986. Circadian components in the daily activity of Helix lucorum L. from Northern Greece. J. Moll. Stud.,52 : 190-192.

BAKER, R.R., 1978. The evolutionary ecology of animal migration. Hodder and Stoughton, London

COOK, A., 1979. Homing by the slug Limax pseudoflavus. Anim. Behav., 27 : 545-552.

DAN, N., 1978. Studies on the Growth and Ecology of Helix aspersa Müller. Ph. D. Thesis, Manchester, University.

DAGUZAN, J., 1985. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris : Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). III. Elevage mixte (reproduction en bâtiment contrôlé et engraissement en parc extérieur) : Activité des individus et évolution de la population juvénile selon la charge biotique du parc. Ann. Zootechn. 34 : 127-148.

DUNDEE, D.S., TIZZARD, M. and TRAUB, M., 1975 - Aggregative behaviour in veronicellid slugs. Nautilus, 89 : 69-73.

EDELSTAM, C. and PALMER, C., 1950. Homing behaviour in Gastropods. Oikos, 2 : 259-270.

FARKAS, S.R. and SHOREY, H.H., 1976. Anemotaxis and odour trail following by the terrestrial snail Helix aspersa. Anim. Behav., 24 : 686-689.

GELPERIN, A., 1974. Olfactory basis of homing behaviour in the giant garden slug, Limax maximus. Proc. Natn. Acad. Sci., U.S.A., 71 : 966-970.

GOMOT, L., ENEE, J. and LAURENT, J., 1982. Influence de la photopériode sur la croissance pondérale de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller. C. R. Acad. Sci., Paris, 294 : 357-360.

HAFEZ, E.S.E., SCHEIN, M.W. and EWBANK, R., 1069. The behaviour of cattle. In The Benaviour of Domestic Animals, 2nd Ed. (E.S.E. HAFEZ, ed.), Balliere, Tindall and Cassell,London.

LIND, H., 1973. The functional significiance of the spermatophore and the fate of spermatozoa in the genital tract of Helix pomatia (Gastropoda : Stylommatophora). J. Zool. London, 169 : 39-64.

LIND, H., 1976. Causal and functional organization of the mating behaviour sequence in Helix pomatia (Pulmonata : Gastropoda). Behaviour, 59 : 162-202.

NEWELL, P.F., 1966. The nocturnal behaviour of slugs. Med. Biol. Illustr., 16 : 146-159.

POLLARD, E., 1975. Aspects of the ecology of Helix pomatia. J. Anim. Ecol., 44 : 305-329.

RUNHAM, N.W. and HUNTER, P.J., 1970. Terrestrial slugs. Hutchinson, London.

SOKOLOVE, G., BEISWANGER, C.M., PRIOR, D.J. and GELPERIN, A., 1977. A circadian rhythm in the locomotor behaviour of the giant garden slug Limax maximum. J. exp. Biol., 66 : 47-64.

TAYLOR, J.W., 1912. Biology of the Mollusca : based cheifly upon a study of one of our commonest species, Helix aspersa. J. Conch., 13 : 265-273.

TOWNSEND, C.R., 1974. Mucus trail following by the snail Biomphalaria glabrata (Say). Anim. Behav., 22 : 170-177.

WEDGWOOD, M.A. and BAILEY, S.E.R. in press, a. Complementary video and acoustic recordings of meals on molluscicidal baits by pest species of slugs. Malac. Rev.

WEDGWOOD, M.A. and BAILEY, S.E.R. in press, b. The inhibitory effects of the molluscicide Metaldehyde on feeding, locomotion and faecal eliminationof three pest species of terrestrial slug. Ann. appl. Biol.

HALIOTIS, 19 (1989) : 33-45.

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'HIBERNATION DE L'ESCARGOT PETIT-GRIS (*HELIX ASPERSA*, MULLER) EN CONDITIONS EXPERIMENTALES CONTROLEES ET A DIFFERENTES EPOQUES DE L'ANNEE.

par

Olivier LORVELEC et Jacques DAGUZAN.

Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA), Université de RENNES I, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT . STUDY OF HIBERNATION IN THE BROWN GARDEN SNAIL(*HELIX ASPERSA* Müller) UNDER CONTROLLED HOUSING AND AT DIFFERENT PERIODS OF THE YEAR.

This study shows that the brown garden snails (*Helix aspersa*, Müller), collected in their natural environment at different periods of the year, have various "potentialities" to enter in hibernation.

It seems that determination of the hibernation process and the reproduction process, are based on the capacity of snails to measure the seasonal natural variations of the durations of the day and the night (photoperiodism).

The increase of the day duration, in spring, appears to start reproduction contrarily the decrease of the duration, in Autumn, would be responsible for the release of the hibernation.

KEY-WORDS : Hibernation. Activity. Age. Reproduction. Mortality. *Helix aspersa*.

RESUME : Cette étude montre que des escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller), prélevés dans leur milieu naturel, à différentes époques du cycle annuel, possèdent des "potentialités" variables d'entrée en hibernation.

Les déterminismes du processus d'hibernation et du processus de la reproduction, reposent en partie sur la capacité des escargots à mesurer la variation saisonnière naturelle des durées du jour et de la nuit (photopériodisme).

Il semble que l'augmentation de la durée du jour, au printemps, puisse faire démarrer la reproduction, tandis que la diminution de cette durée, à l'automne, serait le responsable du déclenchement de l'hibernation.

MOTS-CLES : Hibernation. Activité. Age. Reproduction. Mortalité. *Helix aspersa*.

INTRODUCTION.

Les êtres vivants sont sensibles aux variations des facteurs climatiques et notamment à celles de la durée du jour. Ainsi, de nombreux processus biologiques, telles que la reproduction des Mammifères ou la diapause des Insectes se répètent avec une périodicité annuelle et constituent donc des exemples de rythmes annuels. On sait maintenant que le déterminisme de ces rythmes repose sur la capacité que possède un grand nombre d'organismes de mesurer la variation saisonnière de la durée du jour et de la nuit (photopériodisme) (BECK, 1968 ; LOFTS, 1971 ; MENAKER, 1972 , PITTENDRIGH, 1972 ; DUMORTIER, 1979 et 1981 ; ASCHOFF, 1981; SAUNDERS, 1982). L'intérêt d'un tel phénomène est de déclencher les premières étapes d'un processus physiologique bien avant le moment favorable à son aboutissement.

Chez les Mollusques Gastéropodes Pulmonés, l'hibernation et la reproduction sont les deux phases les plus importantes du cycle vital et peuvent être assimilées à des rythmes annuels. L'écologie de l'hibernation, en particulier, a fait l'objet de nombreuses études (BELLION, 1909 ; FISCHER, 1930 et 1931 ; BONAVITA, 1961 et 1972 ; LIND, 1968 ; POMEROY, 1968 ; ROKITKA et HERREID, 1975 ; BAILEY, 1981 ; LORVELEC, 1982 ; STEPCZAK, 1983 ; AUPINEL, 1984 et 1986 ; DAGUZAN, 1985 et 1986 ; DAGUZAN et LE GUEN, 1986).

La température et l'hygrométrie ont une action importante sur l'entrée en hibernation et le retour à l'activité des différents *Helicidae*. Ainsi, l'hibernation de l'escargot de

Bourgogne (*Helix pomatia* L.) et de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller), serait une réponse à la persistance de basses températures (TISCHLER, 1973 et 1974 ; BAILEY, 1975). En ce qui concerne le contrôle endogène de l'hibernation, la teneur en eau des tissus est le plus souvent invoquée. Cependant, WIESER et FRITZ (1971) ont trouvé dans le sang d'*Arianta arbustorum* L. une acétylcholinestérase qui présente des variations saisonnières d'activité et ont montré que des relations existent entre l'état métabolique des animaux et l'activité de l'enzyme (le système cholinergique participant à l'activité neuromusculaire). Par ailleurs d'autre facteurs biotiques, comme le jeûne ou l'accumulation de certains produits d'excrétion peuvent également influencer l'entrée ou la levée d'hibernation (FISCHER, 1931 ; JEPPESEN 1976 ; TERHIVUO, 1978).

Le rôle de la lumière est de plus en plus pris en considération. JEPPESEN (1976, 1977) introduit la notion de rythme circadien de photosensibilité chez l'escargot de Bourgogne (*Helix pomatia* L.). L'hibernation de ce Mollusque est induite par une photopériode relativement courte associée à une faible température, et les informations lumineuses n'ont pas la même signification au cours de la journée. BAILEY (1981) met en évidence un rythme annuel d'activité et de reproduction, sous le contrôle de la photopériode, chez l'escargot Petit-gris, placé en conditions climatiques artificielles. De plus, quelques travaux ont montré que les comportements des individus de plusieurs espèces d'*Helicidae*, placés dans des conditions identiques, étaient différents selon l'époque de l'année (FISCHER, 1931 ; JEPPESEN, 1976, 1977 ; LAZARIDOU-DIMITRIADOU, 1978), l'état physiologique et l'âge des escargots (CHARRIER, 1980) ou durant la période précédant l'hibernation (FISCHER,1930 ; TERHIVUO, 1978).

Il nous a donc paru intéressant de trouver des éléments de réponses aux questions suivantes :

* Les paramètres climatiques (photopériode et température) agissent-il sur l'hibernation ?
* Si oui, l'action est-elle directe ou bien ces facteurs induisent-ils le processus de l'hibernation avant sa manifestation ?

PROTOCOLE EXPERIMENTALE.

Au cours de l'année 1983 et à quatre dates différentes, un échantillon d'escargots (*Helix aspersa*) est prélevé dans son milieu naturel. Les époques de ramassage correspondent respectivement au 1er février (fin de l'hibernation des individus), au 1er mai et 15 août (début et fin de la reproduction) et enfin au 1er décembre (début de l'hibernation). Quatre expériences de mise en hibernation artificielle au laboratoire sont réalisées, toutes se déroulant selon un protocole identique comprenant 4 phases successives (Fig. 1 ; Tabl. I et II) :

- Phase a ou "phase d'activation" : nécessaire pour placer les escargots dans un état d'activité identique avant chaque experience ;
- Phase b ou "mise en hibernation" : comportant un protocole précis de diminution progressive de la durée d'éclairement (photophase) et de la température
- Phase c ou "hibernation artificielle" : réalisée en chambre froide ;
- Phase d ou "levée de l'hibernation" : présentant une séquence exactement inverse à celle de la phase b.

Tableau I

Durées et conditions climatiques des différentes phases expérimentales.

Phases expérimentales	Durées (en jours)	Facteurs climatiques		
		Cycle L/D (X_1 : X_2 en h)	T°en °C	Hr. en %
Phase a ou "d'activation"	5	12 . 12	10	80
	40	16 : 8	20	80
Phase b ou "mise en hibernation"	27	16 : 8	20	80
		↓	↓	↓
		8 : 16	4	96
Phase c ou "hibernation artificielle"	120	8 : 16	4	96
Phase d ou "levée d'hibernation"	30	8 : 16	4	96
		↓	↓	↓
		16 : 8	20	80

Tableau II

Evolution des conditions climatiques au cours de la phase de mise en hibernation artificielle (phase b).

Durées (en jours)	Facteurs climatiques		
	Cycle L/D (X_1 : X_2 en h)	T° en C	Hr. %
3	16 :8	20	80
3	15 : 9	18	82
3	14 : 10	16	84
3	13 : 11	14	86
3	12 : 12	12	88
3	11 : 13	10	90
3	10 : 14	8	92
3	9 : 15	6	94
3	8 : 16	4	96

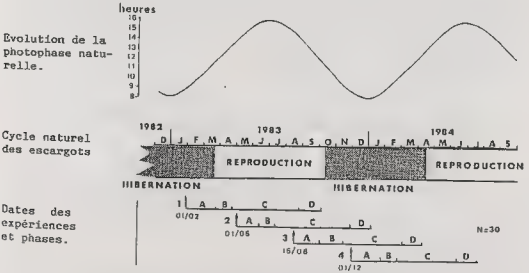


Fig. 1 - Présentation générale du protocole expérimental suivi, mettant en évidence l'évolution de la photophase naturelle, le cycle naturel des Petits-gris (*Helix aspersa* Müller), et le déroulement des diverses expériences effectuées .

MATERIEL ET TECHNIQUES.

1. Matériel biologique.

Pour pallier d'éventuelles variations vomportementales liées à l'origine géographique, tous les escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Muller) proviennent de la région de RENNES (Bretagne). Ils se répartissent en 4 stades de développement définies par CHARRIER et DAGUZAN (1978) :

* Juvéniles I , (diamètre de la coquille D < 21 mm) ;
* Juvéniles II (21 mm < D < 25 mm) ;
* Juvéniles III ou sub-adultes (D > 25 mm ; coquille "non bordée");
* Adultes, présentant une coquille "bordée" (péristome réfléchi) ;

2. Milieu d'élevage.

Les expériences sont réalisées dans une salle d'élevage, isolée et climatisée. La température et l'humidité relative sont contrôlées grâce à un complexe de régulation hygro-thermique. Les cycles lumineux L/D X_1; X_2 (Y_1; Y_2) sont réalisés à l'aide de tubes "néon" de type "lumière du jour" reliés à des horloges.

Les composantes X_1 et X_2 varient au cours des différentes phases expérimentales (tableaux I et II). Les valeurs des éclairements sont constantes : Y_1 = 100 Lx et Y_2 < 1 LX.

Les enceintes d'élevage sont en plastique blanc opaque ou translucide, de tailles différentes selon l'âge des escargots (Tableau III). Ces enceintes sont surmontées d'un couvercle grillagé à maille fine et comportent une mangeoire dans laquelle l'aliment composé "Sanders" est distribué en excès (sauf pendant la phase c) et un abreuvoir contenant toujours de l'eau (sauf pour la phase c).

Tableau III

Densités et charges biotiques des escargots dans les enceintes d'élevage selon leur âge.

Stade de développement	Densité / m^2	Charge biotique (g / m^2)	Type d'enceinte d'élevage
Jeunes I (N = 30)	138	415	23,5 x 17,5 x 8,5 cm (translucide)
Jeunes II (N = 30)	113	523	30,0 x 18,5 x 8,5cm (opaque)
Jeunes III (N = 20)	65	500	
Adultes (N = 60)	48	468	

Enfin, l'entretien des enceintes est exécuté une fois par semaine en évitant de déplacer les escargots et sans apport d'eau.

3. Méthodes d'études.

Tout d'abord, la mortalité est évaluée constamment, et les individus morts sont éliminés dès leur repérage et remplacés par des escargots provenant d'enceintes dites "de réserve" afin de ne pas modifier la densité.

Dans le cadre de notre étude, nous effectuons un suivi de l'activité et de l'hibernation, grâce à la détermination préalable de différents comportements observables chez l'escargot (*Helix aspersa* Müller (Tableau IV).

Tableau IV

Niveaux d'activité et comportements de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller)

Niveau d'activité	Comportement
Actif	Comportement de reproduction (complexe)
	Comportement de nutrition (complexe)
	Locomotion
	Sécrétion de mucus
Stade de transition	Tête visible
	Pied visible
	Sécrétion d'un voile muqueux
Inactif	Faiblement collé sur les parois
	Corps rétracté dans coquille
	Sécrétion d'un épiphragme
Hibernant	Fortement collé sur les parois
	Epiphragme
Tous niveaux	Excrétion et rejet de fèces

Ainsi, nous enregistrons le pourcentage d'escargots hibernants et le taux de mortalité au cours des diverses phases des expériences.

4. Applications des tests statistiques.

Nos variables de nature qualitative (hibernant ou actif ; mort ou vivant) nous ont amené à utiliser différents tests de comparaisons de fréquences (SCHERRER, 1984).

Le test χ^2 consiste à mesurer l'écart qui existe entre des fréquences observées et des fréquences théoriques et à tester si cet écart est suffisamment faible pour être imputable aux fluctuations d'échantillonnage.

Le test G consiste à mesurer la variable G qui est égale à deux fois le logarithme néperien du rapport de vraisemblance L . La distribution de G suit approximativement celle du χ^2 lorsque l'effectif total est grand, et les hypothèses principale et alternative d'un test G sont identiques à celle du χ^2 .

Les effectifs des différents échantillons sont d'abord comparés globalement (test χ^2 corrigé (χ^2 c) ou test G ajusté (G a)). En cas d'hétérogénéité, nous procédons à une comparaison simultanée de plusieurs échantillons. Pour ce faire, nous comparons les valeurs des G calculés pour différents groupes d'échantillons, à la valeur critique du χ^2 trouvée pour l'ensemble des échantillons.

Les hypothèses d'hétérogénéité sont acceptées avec un risque d'erreur inférieure à 5 % ($\alpha = 0,05$).

Dans le cas où certaines proportions étudiées sont voisines de 0 ou de 1, les deux tests précédents ne sont plus valides (règle de COCHRAN) et il convient d'appliquer le test exact de FISCHER.

II - RESULTATS.

1. Evolution du pourcentage d'individus hibernants pendant la phase b : mise en hiber nation. (Fig. 2 ; Tableau V).

a. Chez les adultes.

Quelle que soit l'expérience considérée, les escargots ne commencent à hiberner qu dans les conditions suivantes : 12°C et LD 12 : 12. Les individus ramassés en août, à fin de leur reproduction (expérience 3) entrent rapidement en hibernation (90 % dès 10 et LD 11 : 13) ; ceux prélevés dans la nature en février, à la fin de leur hibernation (expérience 1) hibernent également dans une forte proportion, mais moins rapidement (30 % enviro à 8°C et LD 10 : 14 ; 74 % à la fin de la phase b). Par contre, les escargots ramassés mai, au début de leur reproduction (expérience 2) ou en décembre au début de leur hibernatio (expérience 4), ont une hibernation tardive qui ne débute qu'à 4°C et LD 8 : 16, c'est-à dire après 20 jours d'expérience (Fig. 2).

A la fin de la phase b, l'ensemble des quatre échantillons est hétérogène : ($G a = 41,7 > \chi^2_{0,05\,(3)} = 7,8$). Nous avons récapitulé les résultats du test de comparaison multiples en reliant par un trait les groupes homogènes :

Décembre - Mai - Février - Août

Tableau V

Evolution du nombre d'escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller), hibernants au cours des différentes phases de mise en hibernation (b) , d'hibernation artificielle (c) et de levée d'hibernation (d).

Stade de développement	Expérience	Dates de ramassage	Escargots hibernants (%)			
			Fin de phase (b)	Après 2 mois de phase (c)	Fin de phase (c)	Fin de phase (d)
Adultes (N = 60)	1	Février	74	86	100	28
	2	Mai	50	88	100	12
	3	Août	95	100	100	35
	4	Décembre	36	82	100	0
Jeunes III (N = 20)	1	Février	70	95	100	44
	2	Mai	65	85	100	6
	3	Août	100	100	100	0
	4	Décembre	15	93	100	0
Jeunes II (N = 30)	1	Février	72	92	100	46
	2	Mai	43	84	100	13
	3	Août	91	100	100	48
	4	Décembre	30	96	100	0
Jeunes I (N =30)	1	Février	82	83	100	26
	2	Mai	43	73	100	26
	3	Août	96	83	100	38
	4	Décembre	(non réalisée)			

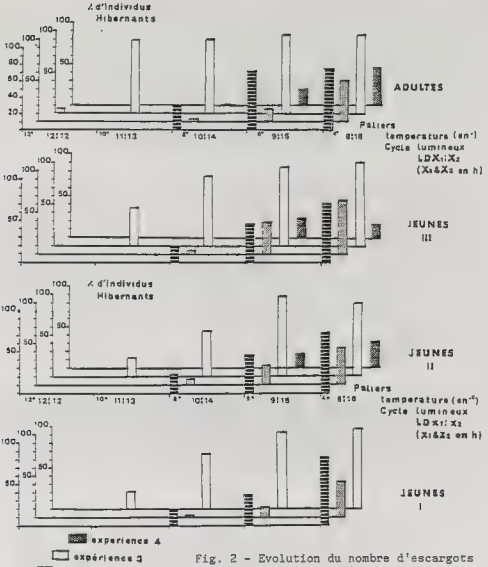


Fig. 2 - Evolution du nombre d'escargots (*Helix aspersa* Muller) hibernants durant la phase de mise en hibernation, en fonction de la température et de la photopériode.

b. Chez les Juvéniles.

Tout d'abord, on note que l'âge des individus influence peu les résultats qui sont comparables d'une classe à l'autre. Par rapport aux adultes, l'apparition des premiers hibernants est plus tardive (10°C ; LD 11 : 13) et le pourcentage plus faible (Fig. 2).

L'analyse biologique permet de comparer les dates de ramassage :

- Juvéniles III : L'ensemble est hétérogène (G a = 11,5 $>\chi^2_{0,05\ (2)}$ = 6,0).

Un test de comparaisons multiples isole décembre des trois autres dates. De plus, février et août, possédant une classe d'effectif nul (août) sont testés par la méthode de FISCHER et trouvés homogènes (α = 0,09 > 0,05).

Finalement, on obtient : Décembre - Mai - (Février - Août)

- Juvéniles II : Ensemble hétérogène (G a = 21,5 $>\chi^2_{0,05\ (3)}$ = 7,8)

Test de comparaisons multiples : Décembre - Mai - Février - Août.

. Juvéniles I : Ensemble hétérogène (G a = 20,9 $>\chi^2$ 0,05 (2) = 6,0).

Test de comparaisons multiples : Mai - Février - Août.

On peut constater que le groupe Février - Août est toujours homogène, quelque soit le stade de développement considéré. Il est également possible de classer les dates de ramassage en fonction du gradient "vitesse d'entrée en hibernation".

$$- \frac{\text{Décembre - Mai - Février - Août}}{\text{Vitesse d'entrée en hibernation}} +$$

2. Evolution du pourcentage d'individus hibernants pendant la phase c (hibernation artificielle) (Tableau V).

Pour les escargots adultes ramassés en août à la fin de leur reproduction dans la nature (expérience 3), on constate que tous hibernent dès le début de la phase c et subissent ensuite une hibernation artificielle de 4 mois en chambre froide. Pour les autres lots, un certain nombre d'individus (10 à 20 %) sont réfractaires à cette hibernation durant les deux premiers mois de la phase c et restent inactifs ou dans un stade de transition malgré l'absence d'aliment et d'eau.(Fig. 3).

Chez les jeunes escargots, l'âge ne semble guère influencer la vitesse d'entrée en hibernation.

3. Evolution du pourcentage d'individus hibernants pendant la phase d (levée d'hibernation) (Fig. 3 ; Tableau V).

Pour les adultes, on remarque que les escargots ramassés en février et en août et entrés rapidement en hibernation (expériences 3 et 1) sont ceux qui mettent le plus de temps pour se réveiller (Fig. 3).

A la fin de la phase d, l'ensemble est hétérogène (G a = 17,4 $>\chi^2$0,05 (2) = 6,0).

L'analyse de comparaisons multiples montre que août, février et mai forment un groupe homogène. Par ailleurs, mai et décembre, possédant une classe d'effectif nul (Décembre), sont trouvés hétérogènes par la méthode de FISCHER (α = 0,03 < 0,05). Finalement, on a :

Août - Février - (Mai - Décembre).

Dans le cas des jeunes escargots, il n'existe pas de différences importantes entre les diverses classes d'âge, si ce n'est que les juvéniles II ramassés en août (expérience 3) deviennent presque tous actifs dès le début de la phase de levée de l'hibernation (Fig. 3) .

L'analyse biostatistique montre une assez grande homogénéité entre les dates de ramassage :

. Juvéniles III : Ensemble hétérogène (G a = 8,0 > $\chi^2$0,05 (1) = 3,8).

L'analyse de comparaisons multiples montre que février et mai forment un groupe homogène. Par ailleurs, une série de tests de Fischer (décembre et août possédant une classe d'effectif nul) montrent que seuls février et août sont hétérogènes (α = 0,004 < 0,05).

Février - (Mai - Décembre - Août)

Ce résultat ,très homogène, surprend si l'on considère les pourcentages exposés dans le tableau V, mais se justifie par le faible effectif d'escargots utilisés pour ce stade de développement (N = 20).

. Juvéniles II : Ensemble hétérogène (G a = 16,6 > χ^2 0,05 (2) = 6,0).

Le test de comparaisons multiples montre que août et février sont homogènes. De plus, mai et décembre (décembre possède une classe d'effectif nul) sont trouvés homogènes par la méthode de FISCHER (α = 0,13 > 0,05).

Août - Février - (Mai - Décembre)

. Juvéniles I : Ensemble homogène (G a = 1,1 et χ^2_c = 0,6 > $\chi^2_{0,05}$ (1) = 6,0).

Août - Février - Mai.

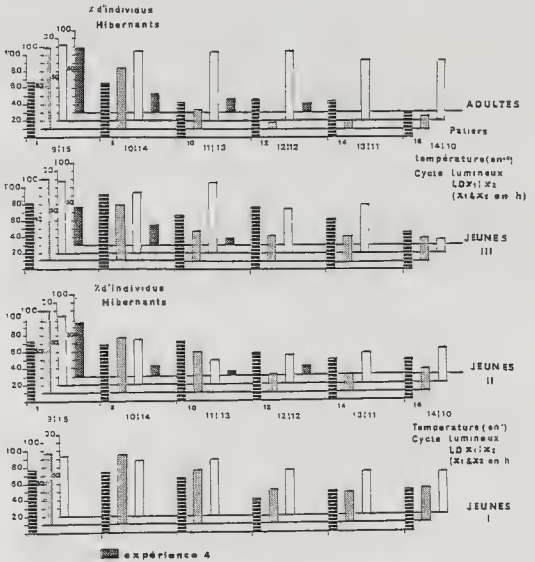


Fig.3 - Evolution du nombre d'escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller) hibernants durant la phase de levée de l'hibernation, en fonction de la photopériode et de la température.

4. Importance de la mortalité (Tableau VI)

Quel que soit l'âge des escargots, on constate que le taux de mortalité est surtout important à la fin de l'hibernation artificielle et durant la levée d'hibernation. Il faut noter qu'un certain nombre d'individus, morts pendant l'hibernation mais restés "collés" à

leur support, ne sont comptabilisés qu'au cours de la phase de réveil, ce qui augmente le taux de mortalité attribué à cette dernière.

Tableau VI

Importance de la mortalité des escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller) au cours des différentes phases de mise en hibernation (b), d'hibernation artificielle (c) et de levée d'hibernation (d).

Stade de développement	Expérience	Date de ramassage	Mortalité %			
			Phase b	Phase c	Phase d	Mortalité globale
Adultes (N = 60)	1	Février	1,7	10,5	13,7	25,9
	2	Mai	4,9	12,1	19,6	28,3
	3	Août	18,6	10,4	4,7	28,8
	4	Décembre	11,7	5,7	18,0	33,3
Jeunes III (N = 20)	1	Février	4,5	9,5	10,5	22,7
	2	Mai	0,0	10,0	5,6	15,0
	3	Août	0,0	11,1	0,0	11,1
	4	Décembre	7,1	0,0	30,0	28,6
Jeunes II (N = 30)	1	Février	5,3	5,5	11,8	21,1
	2	Mai	0,0	10,0	0,0	10,0
	3	Août	0,0	5,3	5,6	10,5
	4	Décembre	0,0	13,0	15,0	26,1
Jeunes I (N = 30)	1	Février	8,8	6,5	24,1	35,3
	2	Mai	3,6	0,0	29,6	32,1
	3	Août	0,0	0,0	17,6	17,6

La mortalité enregistrée chez les adultes et les jeunes I est supérieure à celle des jeunes II et des jeunes III. En particulier, les jeunes I supportent difficilement une hibertion trop longue, car ils sont très sensibles à la dessication.

Quel que soit l'âge des individus, la mortalité la plus importante s'observe pour les escargots ramassés en février et en décembre, c'est-à-dire après ou avant leur hibernation. Cependant, en ce qui concerne la mortalité globale, les données ne sont pas en désaccord avec l'hypothèse d'égalité de la mortalité, aux différentes dates et quel que soit le stade de développement.

Les valeurs des tests G a et χ^2_c sont en effet inférieures aux valeurs critiques du χ^2 pour 3 et 2 degrés de liberté (7,8 et 6,0).

Adultes : G a = 0,9 ; χ^2_c = 0,5 (3 degrés de liberté)
Juvéniles III : G a = 2,5 ; χ^2_c = 1,3 (3 degrés de liberté)
Juvéniles II : G a = 3,3 ; χ^2_c = 1,7 (3 degrés de liberté)
Juvéniles I : G a = 2,5 ; χ^2_c = 1,6 (2 degrés de liberté).

III - DISCUSSION ET CONCLUSION.

La réponse des escargots Petits-gris à des conditions d'hibernation artificielle est différente selon leur date de ramassage. Il en résulte que les individus de certains lots entrent rapidement en hibernation alors que d'autres sont "réfractaires". La question qui se pose alors est de savoir quelles sont les causes qui modifient les "potentialités" d'hibernation des escargots d'une époque à une autre ?

L'état physiologique, l'âge, les facteurs endogènes ont certainement une grande importance. Cependant, nous pensons que des facteurs exogènes comme les paramètres climatiques et notamment les variations saisonnières des durées du jour et de la nuit, constituent des informations importantes pour la réalisation du processus de l'hibernation et ceci en accord avec JEPPESEN (1976, 1977) et BAILEY (1981).

Le fait que les réponses à l'hibernation soient similaires quel que soit l'âge des individus, est un argument en faveur de l'importance des facteurs exogènes. Notons également que le taux de mortalité est similaire dans les différentes expériences et n'influence donc pas les interprétations que nous donnons sur l'évolution du nombre d'escargots Petits-gris hibernants.

Si nous assimilons l'hibernation à un rythme annuel et si nous recherchons son déterminisme dans l'impact des variations de la durée du jour, nos résultats peuvent s'interpréter de la façon suivante :

* Au cours de la phase "d'activation" (a), il n'y a aucune variation des facteurs climatiques. Cette phase neutre permet de poursuivre chaque expérience avec des escargots dans un état d'activité comparable ;

* Avant cette phase "d'activation", les Petits-gris ont subi, dans leur biotope naturel les variations climatiques, différentes d'une saison à l'autre. Ainsi, les escargots ramassés en août (expérience 3) ont été soumis à des durées du jour décroissantes pendant la période précédent leur capture ; par contre, les individus prélevés en mai (expérience 2) ont connu, au contraire, des durées de jour croissantes.

* Les escargots des expériences 1 et 4 (février et décembre) n'ont sans doute pas été soumis dans leur majorité, à une information photopériodique. En effet, hibernants et enterrés pour la plupart, ils étaient soustraits aux variations lumineuses. Ainsi, ces individus ne sont ni "conditionnés" à l'hibernation, ni "conditionnés" à la reproduction. Ceux de l'expérience 4 sont, par contre,"réfractaires" à l'entrée en hibernation, ce qui rend l'interprétation de ce phénomène difficile.

* Dans le cas de l'expérience 1 (février), une hibernation artificielle succède à une hibernation naturelle, sans phase de reproduction intercalaire, ce qui suggère que les deux processus physiologiques ne sont pas liés et sont déclenchés par deux informations distinctes.

* Les escargots de l'expérience 2 (mai) ont reçu pendant 40 jours, avant leur ramassage, une information caractérisée par une augmentation de la durée du jour. Nous pensons que cette information photopériodique a pu déclencher le processus de la reproduction comme c'est le cas chez de nombreuses espèces de Vertébrés (LOFTS, 1971 ; PITTENDRIGH, 1972 ; DUMORTIER, 1981). De ce fait, les individus étaient physiologiquement prêts à se reproduire, mais "réfractaires" à l'hibernation.

* Les individus de l'expérience 3 ont subi une évolution décroissante de la durée du jour, pendant 45 jours. Cette information photopériodique a pu déclencher le processus de

l'hibernation qui s'est alors manifesté dans les conditions expérimentales.

Enfin, il n'est pas possible de tirer de conclusion fondamentale sur le phénomène de l'hibernation, à partir de cette première approche, notamment en ce qui concerne les caractéristiques de l'information photopériodique et la façon dont elle est intégrée par les organismes (temps photosensible, rythme circadien de photosensibilité, etc...)

D'un point de vue pratique pour les héliciculteurs, la fin du mois d'août semble être une époque satisfaisante pour le ramassage d'escargots Petits-gris adultes et leur mise en hibernation artificielle.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

ASCHOFF, J., 1981. Biological cloks in Seasonal Reproductive Cycles. Ed. B.K. and D.E. FOLLET. Bristol, Wright : 277-288.

AUPINEL, P., 1984. Etude de l'importance de l'hibernation pour la reproduction de l'escargot "Petit-gris" Helix aspersa Müller. (Mollusque Gastéropode Pulmoné). D.E.A., Université de RENNES I : 40 p.

AUPINEL, P., 1986. Etude préliminaire du rôle de la photopériode sur l'hibernation de jeunes escargots Petits-gris, Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Haliotis, 16, (sous-presse)

BAILEY, S.E.R., 1975. The seasonal and daily patterns of locomotor activity in the snail Helix aspersa Müller, and their relation to environmental variables. Proc. Malac. Soc., London, 41 : 415-428.

BAILEY, S.E.R., 1981. Circannual and Circadian rythms in the snail Helix aspersa and the photoperiodic control of annual activity and reproduction. J. Comp. Physiol. : 142 : 89-94.

BECK, S.D., 1968. Insect Photoperiodism. Academic Press, New York and London : 288 p.

BELLION, M., 1909. Note sur l'hibernation de l'escargot Helix pomatia L. C. R. Séances Soc. Biol., 41 : 964-966.

BONAVITA, D., 1961. Conditions de la production de l'épiphragme chez quelques Mollusques Hélicidés. C. R. Acad. Sci., Fr., 253 : 3101-3103.

BONAVITA, D., 1972. Eléments pour une monographie écologique et biologique du Gastéropode terrestre Leucochroa candidissima (Drap.). Thèse Doct. Etat, Université de MARSEILLE.

CHARRIER, M., et DAGUZAN, J., 1978. Etude de la croissance de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller), (Mollusque Gastéropode Pulmoné). Haliotis, 9, n°1 : 15-16.

DAGUZAN, J., 1985. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Muller) (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). III. Elevage mixte (reproduction en bâtiment contrôlé et engraissement en parc extérieur) : activité des individus et évolution de la population juvénile selon la charge biotique du parc. Ann. Zootechn.,34, n°2 : 127-148.

DAGUZAN, J., 1986. Recherches ecophysiologiques sur l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) en vue de son élevage en Héliciculture : importance de la taille et de l'âge des jeunes, de la date de leur mise en engraissement en parcs extérieurs et de la charge biotique. Malacologia, (sous-presse)

DAGUZAN, J., et LE GUEN, C., 1986. Ecophysiologie de la croissance de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) après une hibernation artificielle et en conditions contrôlées Haliotis, 16, 1-11.

DUMORTIER, B., 1979. La réception de l'information lumineuse dans les phénomènes périodiques chez les Vertébrés. Bull. du GERB., 11, n°3 : 81-98.

DUMORTIER, B., 1981. Le cerveau photorécepteur. La Recherche, 123 : 722-731.

FISCHER, P.H., 1930. Influence des basses températures sur la vie de l'Helix pomatia L. C. R. Soc. Biol., 105 : 369-371.

FISCHER, P.H., 1931. Recherches sur la vie ralentie de l'escargot. Journ. de Conchyliologie, 75 : 5-100 et 111-200.

JEPPESSEN, L.L., 1976. The influence of photoperiod, temperature and internal factors on the hibernation of Helix pomatia L. (Gastropoda Pulmonata). Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren., 139 :7-20.

JEPPESSEN, L.L., 1977. Photoperiodic control of hibernation in Helix pomatia L. (Gastropoda Pulmonata). Behav. Proc., 2: 373-382.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M., 1978 : Contribution à l'écologie d'un Gastéropode Pulmoné dunicole : Euparypha pisana Müller, du littoral armoricain. Doct. 3ème cycle, Université de RENNES I, 280 p.

LIND, H., 1968. Hibernating behaviour of Helix pomatia L. Vidensk. Medd. dansk. naturalist. Foren. Danm., 131 : 129-151.

LOFTS, B., 1978. Photopériodisme animal. Thèmes Vuibert, "Biologie".

LORVELEC, O., 1982. Contribution à l'étude de l'activité et de l'hibernation naturelle ou artificielle chez l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller). D.E.A., Université de RENNES I, 40 p.

PITTENDRIGH, C.S., 1972. Circadian Surfaces and the Diversity of Possible Roles of Circadian Organisation in Photoperiodic Induction. Proc. Nat. Acad. Sci., 69, n°9 : 2734-2737.

POMEROY, D.E., 1968. Dormancy in the land snail Helicella ingata (Pulmonata, Helicidae). Austra. J. Zool., 16 : 857-869.

ROKITKA, M.A., et HERREID, C.F., 1975. Formation of epiphragms by the land snail Otala lactea (Müller) under various environmental conditions. Nautilus, 89, n°2 : 27-32.

SAUNDERS, D.S., 1982. Insect clocks. Pergamon Press (Sec. édit.), 409 pages.

SCHERRER, B., 1984. Biostatistique. G. Morin,,édit., 850 pages.

STEPCZAK, K. et Coll., 1983. Activité circadienne et saisonnière du Gastéropode Helix pomatia L. (en polonais). Pr. Kom. Biol., Poznam. Tow. Przyj. Nauk., 66 : 13-35.

TERHIVUO, J., 1978. Growth, reproduction and hibernation of Arianta arbustorum L. (Gastropoda Helicidae), in southern Finland. Ann. Zool. Fennici, 15 : 8-16.

TISCHLER, V.W., 1973. Zur Biologie und Ökologie der Weinbergschnecke (Helix pomatia). Faun. Ökol. Mitt., 4 : 283-298.

TISCHLER, V.W., 1974. Aussenfaktoren als Auslöser tageszeitlichen Verhaltens und begrenzter Dormanz bei Helix pomatia L. Zool. Anz., 193, n°3-4 : 251-255.

WIESER, W., et FRITZ, H., 1971. Seasonal changes of metabolism in Arianta arbustorum (Gastropoda Pulmonata) : the cholinesterase of the blood. Comp. Biochem. Physiol., 39 A : 63-73.

HALIOTIS, 19 (1989) : 47-55.

ETUDE DU ROLE DE LA PHOTOPERIODE SUR L'ACTIVITE METABOLIQUE DE JEUNES ESCARGOTS PETITS-GRIS (*HELIX ASPERSA* MULLER) ET MISE EN EVIDENCE D'UNE PHASE PHOTOSENSIBLE.

par

Pierrick AUPINEL (*) et Jacques DAGUZAN (**).

(*) *Centre Hélicicole de la Station INRA du Magneraud, Saint-Pierre d'Amilly, 17700 SURGERES*

(**) *Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA), Université de RENNES I, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.*

ABSTRACT : IMPORTANCE OF THE PHOTOPERIOD ON THE METABOLIC ACTIVITY IN YOUNG BROWN GARDEN SNAILS (*HELIX ASPERSA* MULLER) AND EXISTENCE OF A PHOTOSENSIBLE STADE.

In the range of factors susceptible of seasonal activity control in the brown garden snail (*Helix aspersa* Müller) the photoperiodic mechanisms are more specialy studied. By analogy with the phenomenons which cause diapause entrance of Insects, this study shows the importance of photoperiod on metabolic activity of young snails, in so far as synchronizer and stimulating element of a physiological state causing activity or inactivity.

KEY-WORDS : growth, photoperiod, photosensible stade, *Helix aspersa* Müller.

RESUME :

Dans la gamme des facteurs susceptibles de réguler l'activité saisonnière des escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller), les mécanismes photopériodiques sont plus spécialement étudiés. Par analogie aux phénomènes qui déterminent l'entrée en diapause chez les insectes, cette étude met en évidence l'importance de la photopériode sur l'activité métabolique de jeunes escargots en tant qu'élément synchroniseur et stimulateur d'un état physiologique prédisposant à l'activité ou à l'inactivité.

MOTS-CLES : Croissance, photopériode, phase photosensible, *Helix aspersa* Müller.

INTRODUCTION.

Selon certains auteurs (BAILEY, 1981 ; JEPPESEN, 1977) la photopériode serait un des principaux facteurs responsables de l'activité saisonnière chez les escargots. Elle serait, à l'image des Insectes, un des principaux éléments inducteurs d'un état physiologique préparant l'animal à hiberner (jours courts) ou pourrait agir en tant qu'élément stimulateur de l'activité (jours longs).

Dans une étude préliminaire plus récente (AUPINEL, 1986) il a été montré que le comportement de jeunes escargots vis à vis du froid varie de façon considérable en fonction de la photopériode subie. Il nous a donc semblé intéressant de rechercher, dans un premier temps le seuil photopériodique au-delà duquel l'animal est actif, puis dans un second temps, d'approfondir les mécanismes chronobiologiques impliqués. Sachant que l'hibernation s'accompagne d'un arrêt quasi-total du métabolisme caractérisé par une activité et une croissance nulles, l'évolution de la croissance pondérale nous a semblé être un critère quantitatif pouvant illustrer parfaitement l'état physiologique de l'animal, ainsi que son activité métabolique.

DISPOSITIF EXPERIMENTAL.

1. Matériel d'élevage.

Le matériel utilisé pour cette étude est celui décrit par AUPINEL (1986). Il se compose

d'enceintes d'élevage préconisées par DAGUZAN (1982) placées dans des boxes permettant une étude simultanée sous différents programmes lumineux. Nous disposons ainsi de 12 boxes pouvant être placés soit dans une cellule d'élevage thermorégulée, soit dans une chambre froide. De cette façon, il nous est possible de faire varier un des deux paramètres (température, photopériode) en gardant le second constant. Une mousse synthétique saturée d'eau et constituant le fond de l'enceinte d'élevage assure une humidité relative supérieure à 85 %. Enfin, l'éclairage est assuré par des tubes fluorescents de type "lumière du jour" situés à 10 cm des animaux et ayant chacun une puissance de 18 Watts.

2. Matériel biologique.

Les escargots utilisés pour les diverses expériences sont nés en élevage à partir de parents sauvages. Ils sont élevés durant les 15 premiers jours à raison de 600 individus par enceinte, à 20°C, 85 % Hr, en conditions photopériodiques LD 12 : 12 (12h jour / 12h nuit). Ils sont placés en expérience à l'âge de 15 jours, au début de la phase linéaire de croissance. Chaque lot est composé de 100 individus répartis en deux échantillons de 50 escargots. Enfin chaque échantillon est pesé globalement et individuellement en début d'expérience, puis individuellement toutes les deux ou trois semaines à l'aide d'une balance Mettler au mg. Enfin, l'eau et l'aliment composé sont fournis en excès pendant toute la durée de l'expérience.

PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

Trois expériences sont réalisées de façon non simultanée en raison du nombre limité de boxes :

1. Expérience I.

La première expérience consiste à étudier l'évolution de la croissance pondérale en fonction de la photopériode. Pour cela, 7 lots d'escargots sont elevés sous les photopériodes suivantes :

Lot I 3	LD 3 : 21
Lot I 6	LD 6 : 18
Lot I 9	LD 9 : 15
Lot I 12	LD12 : 12
Lot I 15	LD15 : 9
Lot I 18	LD18 : 6
Lot I 21	LD21 : 3

Lors d'une étude préalable, nous avons constaté qu'en travaillant à une température de 20°C, l'échauffement dû aux tubes fluorescents en longues photophases était tel que l'expérience était biaisée par l'effet thermique. Pour cette raison, nous avons choisi de travailler ici à 10°C, dans une chambre froide ventilée.

Dans ces conditions, l'écart thermique enregistré pour le lot I 21 est de 0,5°C.

2. Expérience II.

Dans cette expérience nous recherchons l'existence d'une phase photosensible par la méthode des photopériodes squelettiques asymétriques. Cette méthode consiste à balayer la phase nocturne d'une photopériode de type jour court par un pulse de lumière d'une durée déterminée. Toute variation significative du paramètre mesuré, correspondant à la position dans le temps d'un pulse lumineux, met en évidence l'existence d'une phase photosensible, ce qui signifie dans ce cas que la lumière a une action physiologique sur l'animal à un moment précis du nycthémère, moment correspondant à la position de ce pulse.

Les photopériodes squelettiques asymétriques utilisées pour cette expérience sont les suivantes :

Cycle de base (type jour court) : LD 6 : 18 ; durée du pulse : 1,5h.

Lot II 1	L6	D	1,5	L	1,5	D 15
Lot II 2	L6	D	3	L	1,5	D 13,5
Lot II 3	L6	D	4,5	L	1,5	D 12
Lot II 4	L6	D	6	L	1,5	D 10,5
Lot II 5	L6	D	7,5	L	1,5	D 9
Lot II 6	L6	D	9	L	1,5	D 7,5
Lot II 7	L6	D	10,5	L	1,5	D 6
Lot II 8	L6	D	12	L	1,5	D 4,5
Lot II 9	L6	D	13,5	L	1,5	D 3
Lot II 10	L6	D	15	L	1,5	D 1,5

Pour tous les lots, le temps total d'éclairement par 24 h est de 7h30. Du fait de cette courte durée, il nous a été possible de réaliser cette expérience à 20°C.

3. Expérience III.

Dans cette expérience nous faisons varier le cycle de base. Cette méthode a pour but de mettre en évidence un éventuel effet synchroniseur de la lumière en recherchant le moment qui initie la position de la phase photosensible au cours du nycthémère. Pour cela, nous soumettons les escargots aux photopériodes squelettiques asymétriques suivantes :

Groupe III A : Cycle de base (type J.C.) LD 3 : 24 ; durée du pulse : 1,5h.

Lot III 1	L3	D	7,5	L	1,5	D 12
Lot III 2	L3	D	9	L	1,5	D 10,5
Lot III 3	L3	D	10,5	L	1,5	D 9
Lot III 4	L3	D	12	L	1,5	D 7,5
Lot III 5	L3	D	13,5	L	1,5	D 6
Lot III 6	L3	D	15	L	1,5	D 4,5

Groupe III B : Cycle de base (type J.C.) LD 9 : 15 ; durée du pulse : 1,5h.

Lot III 7	L9	D	6	L	1,5	D 7,5
Lot III 8	L9	D	7,5	L	1,5	D 6
Lot III 9	L9	D	9	L	1,5	D 4,5
Lot III10	L9	D	10,5	L	1,5	D 3

Groupe III C : Cycle de base (type J.C.) LD 12 : 12 ; durée du pulse : 1,5h.

Lot III 11	L12	D	1,5	L	1,5	D 9
Lot III 12	L12	D	3	L	1,5	D 7,5
Lot III 13	L12	D	4,5	L	1,5	D 6
Lot III 14	L12	D	6	L	1,5	D 4,5
Lot III 15	L12	D	7,5	L	1,5	D 3
Lot III 16	L12	D	9	L	1,5	D 1,5

Pour les mêmes raisons que précédemment, cette expérience est réalisée à 20°C.

RESULTATS.

1. Expérience I.

Les premières différences significatives apparaissent après 5 semaines d'expérience, à l'âge de 7 semaines (Fig. 1). A ce stade, les escargots du lot I 15 ont une moyenne pondérale de 827,83 mg, alors que pour les autres lots cette moyenne évolue entre 401,84 mg (Lot I6) et 479,10 mg (lot I 21). Cette différence s'accentue après 8 semaines d'expérience (âge : 10 semaines). De plus, on constate que les escargots des lots I 3, I6, I9 et I 12 cessent

quasiment de s'alimenter et se collent en partie aux parois des enceintes, ce qui traduit une faible activité locomotrice. Enfin,les coquilles de ces derniers sont résistantes avec un péristome durci, alors que les escargots des lots I 15,I18 et I 21 ont des coquilles molles, peu calcifiées en bordure, ce qui caractérise une continuité de la croissance. Les mortalités enregistrées à 7 semaines évoluent de façon analogue, excepté pour les lots I 3 et I 6. Pour les autres lots, à de faibles moyennes pondérales correspondent de faibles mortalités (lots I 9, I 12, I 18 et I 21), et à une moyenne pondérale élevée (lot I 15) correspond une mortalité plus forte. Cette évolution est moins nette à 10 semaines, et le lot I 3 conserve une mortalité nettement plus élevée.

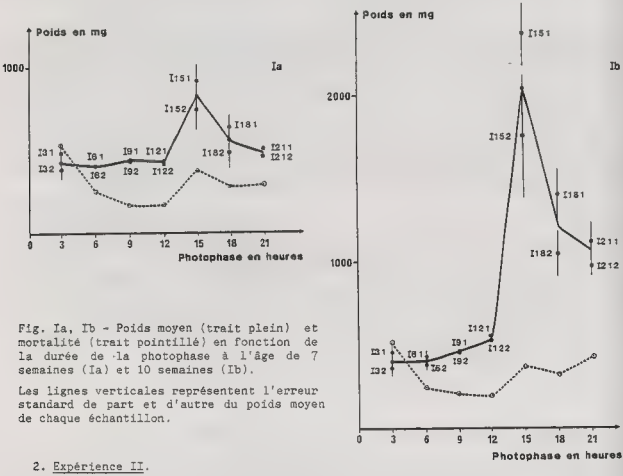


Fig. Ia, Ib - Poids moyen (trait plein) et mortalité (trait pointillé) en fonction de la durée de la photophase à l'âge de 7 semaines (Ia) et 10 semaines (Ib).

Les lignes verticales représentent l'erreur standard de part et d'autre du poids moyen de chaque échantillon.

2. Expérience II.

Chez les escargots élevés sous photopériodes squelettiques asymétriques, on enregistre une différence des moyennes pondérales dès l'âge de 6 semaines (Fig. 2).

A ce stade, les escargots du lot II 7 ont un poids moyen de 2 331,53 mg (± 120,37), alors que les moyennes pondérales des autres lots se situent entre 662,96 mg (± 57,64) (lot II 2) et 959,79 mg (± 48,93) (lot II 8). Cette différence s'accentue au cours de la croissance. Toutefois, on constate que les escargots du lot II 6 rattrapent ceux du lot II 7 à 10 semaines, avec des valeurs respectives de 4 062,76 mg (± 321,46) et 4 510,90 mg (± 204,76) (Différence non significative au test t de Student).

Contrairement à l'expérience précédente, les mortalités évoluent de façon opposée (Fig. 3).

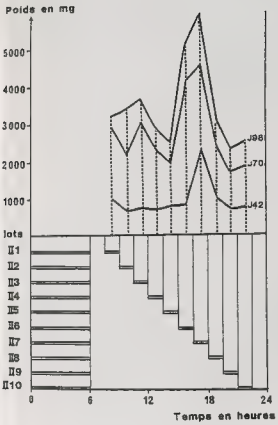


Fig. 2 - Moyennes pondérales à 42 , 70 et 98 jours sous photopériodes squelettiques asymétriques de cycle de base LD6 : 18 (durée du pulse : 1,5h).

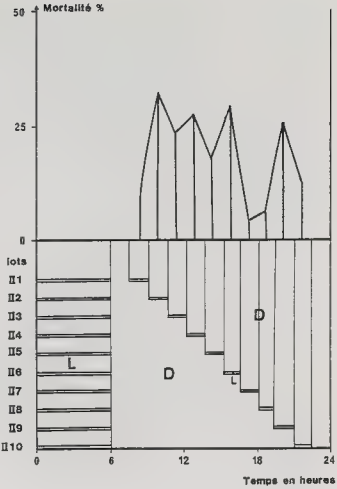


Fig. 3 - Mortalités cumulées à 42 jours sous photopériodes squelettiques asymétriques de cycle de base LD6 : 18 (durée du pulse :1,5h).

3. Expérience III.

Le fait de faire varier la durée de la photophase permet dans le cas du groupe III B de mettre en évidence des différences de croissance en fonction de la position du pulse de façon analogue à l'expérience II (Fig. 4).

Dans ce cas, à l'âge de 8 semaines, les escargots du lot III 9 présentent une meilleure croissance par rapport aux autres lots, et cette différence s'accentue à 10 semaines. On ne constate pas de différence significative de croissance pour les escargots des lots III A et III C.

DISCUSSION.

A une température de 10°C, les escargots élevés en conditions photopériodiques LD 15 : 9 présentent la meilleure croissance pondérale. En dessous de cette photophase, la croissance est considérablement ralentie. Ce phénomène s'accompagne d'une atténuation de l'activité locomotrice ainsi que d'un durcissement du péristome. Par opposition, les escargots élevés sous une photophase de 15h manifestent une activité locomotrice intense et présentent des péristomes peu calcifiés. Au-delà de 15h, les animaux restent actifs, mais leur croissance, donc leur activité métabolique, semble être affectée. Ceci est d'autant plus net pour une photophase de 23h. Il apparaît d'après ce dernier résultat que le seuil photopériodique d'activité métabolique, pour une température de 10°C, se situe autour de 15h de photophase.

Si on compare les figures 1 et 2, on observe des différences analogues des moyennes pondérales. Dans la deuxième expérience, jusqu'à l'âge de 8 semaines, la plus forte valeur est obtenue par une photopériode de type L6 D 10,5 L1,5 D 6. Ce résultat met en évidence l'existence d'une phase discrète de photosensibilité qui, lorsqu'elle est illuminée, conduit à un accroissement de l'activité métabolique comparable à celui qui s'observe en jours longs (LD 15 : 9). Au-delà de 8 semaines, les escargots élevés à L6 D9 L1,5 D7,5 rattrappent les précédents, ce qui peut s'expliquer par un élargissement de la phase photosensible.

Les courbes de poids des escargots de l'expérience II et du groupe III B (Fig. 4) présentent à 8 et 10 semaines un pic décalé de 1h30 à 3h. Le fait de rallonger de 3h la photophase à pour effet de repousser ce pic d'une valeur proche de 3h. Ce résultat met en évidence l'effet synchroniseur de la lumière. La phase photosensible apparaît environ 9 à 10h après la transition L⟶D, où L est la phase d'éclairement la plus longue (photophase), et D le temps d'obscurité qui sépare cette phase du pulse lumineux. Ce résultat confirme ce qui est observé au cours de l'expérience I. Les escargots du lot I 15 subissent effectivement une phase d'obscurité de 9h entre deux phases d'éclairement (Fig. 5).

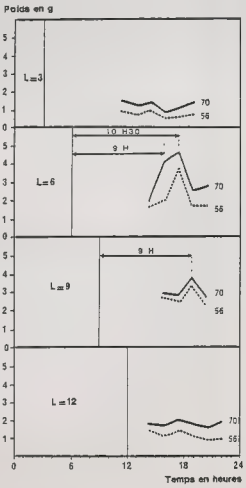


Fig. 4 - Moyennes pondérales à 56 et 70 jours sous photopériodes squelettiques asymétriques de cycle de base LD6 : 18 (durée du pulse : 1,30h . T : 20°C).

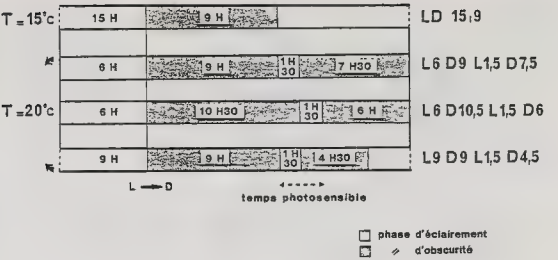


Fig. 5 - Programmes lumineux permettant d'obtenir une croissance optimale de jeunes escargots Petits-gris (Helix aspersa Müller), à 15 et 20°C.

Les escargots des groupes III A et III C ne manifestent pas de différence de croissance en fonction de la position du pulse. Le groupe III A est en conditions photopériodiques LD 3 : 21. L'intérêt des photopériodes squelettiques asymétriques est d'initier et de synchroniser un phénomène rythmique par une photopériode de type jour court. Il semble dans ce cas que la différence entre une photophase de 3h et un pulse de 1h30 ne soit pas suffisamment significative. Le temps d'éclairement nécessaire pour initier l'opposition de la phase photosensible doit donc se situer entre 3h (exclu) et 6 heures.

Les escargots du groupe III C subissent un cycle de base LD 12 : 12. Si on tient compte du résultat obtenu en expérience II, il aurait été souhaitable de tester un groupe III 17 en conditions photopériodiques L12 D10,5 L1,5 D1,5, c'est-à-dire avec un pulse situé 10h30 après la transition L→D.

La différence de température (10°C, Exp.I ; 20°C, Exp.II et III) ne semble pas avoir d'effet significatif sur la position dans le temps de la phase photosensible. Toutefois, elle pourrait être responsable des différences de mortalité observées entre les lots des expériences I et II. A 10°C (Exp.I), sous les photopériodes LD 6 : 18 ; 0 : 15 ; 12 : 12, on enregistre des mortalités et des croissances faibles. A 20°C (Exp. II), les plus fortes mortalités sont notées pour les lots II 3, II 4, II 5, II 6, II 9 et II 10). En ce qui concerne les deux derniers lots, les photopériodes appliquées sont équivalentes à des photopériodes de type jour court, à savoir LD 10,5 : 13,5 (lot II 9) et LD 9 : 15 (lot II 10). Une température de 20°C semble avoir un effet antagoniste à l'effet "jour court" en activant le métabolisme, causant ainsi une mortalité relativement élevée. Par opposition, à 10°C et sous photopériode de type "jour court", les escargots paraissent plus aptes à entrer en léthargie, étant sous l'influence de deux facteurs (température et photopériode) induisant en synergie leur inactivité. Le même phénomène s'observe pour des photopériodes de type "jour long" (L >15h). Dans ce cas, la mortalité est plus élevée à 10°C du fait de l'effet antagoniste des deux facteurs. A 20°C, on note des mortalités moins élevées pour les lots II 6 et II 7 de fait de l'effet synergique de la photopériode et de la température.

CONCLUSION.

Dans un premier temps, cette étude confirme les résultats de GOMOT, ENEE et LAURENT (1982) sur l'effet stimulateur des photopériodes de type "jour long" sur la croissance de *Helix aspersa*. D'autre part, nous montrons ici que l'état physiologique des escargots en relation avec leurs rythmes d'activité saisonnière n'est pas simplement sous le contrôle de variations thermiques. La photopériode agit en tant qu'élément synchroniseur et stimulateur d'un état physiologique prédisposant l'animal à être actif ou non. Toutefois, température et photopériode peuvent agir en synergie ou de façon antagoniste. bien qu'un changement de température ne modifie pas la position du temps photosensible au cours du nycthémère. Les rythmes d'activité saisonnière de l'escargot Petit-gris peuvent s'expliquer suivant le modèle de la coïncidence externe (PITTENDRIGH, 1972). L'alternance jour/nuit constitue l'agent synchroniseur d'un rythme interne responsable de l'apparition environ 10h après la transition L→D d'une phase de photosensibilité. En jour long (L > 15h) la phase de photosensibilité coïncide avec la lumière : il y a photo induction. En jour court, avec un pulse lumineux (photopériode squelettique asymétrique), une certaine position du pulse coïncide avec la phase photosensible. La valeur du seuil photopériodique observée dans cette étude, ou plutôt la valeur critique de D (de 9h à 10h30) confirme les résultats obtenus précédemment (DAGUZAN et LE GUEN, 1986 , AUPINEL, 1986) pour des observations portant sur l'activité locomotrice. Activité métabolique, activité locomotrice et croissance sont donc étroitement liées et reflètent chez *Helix aspersa* un état physiologique d'hibernant ou de non hibernant. Pour approfondir cette étude, il serait intéressant de connaître l'effet de la température et de l'âge sur le comportement des escargots. Notamment, il faudrait étudier l'impact de la photopériode sur les capacités reproductrices des escargots en relation avec l'âge et la température. Enfin, une étude des organes photorécepteurs et des processus physiologiques impliqués dans la manifestation des biorythmes à l'image de celle réalisée par EAKIN et BRANDERBURGER (1975) sur *Aroltmax californicus* et *Limax maximus* permettrait une meilleure connaissance de la biologie de l'escargot Petit-gris tant d'un point de vue fondamental qu'expérimental.

Remerciement :

Nous tenons à remercier M. Bernard DUMORTIER, Directeur du laboratoire de Physiologie sensorielle, au Centre de Recherches Zootechniques, INRA de JOUY-en-JOSAS qui a bien voulu nous faire ses critiques et nous conseiller.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

AUPINEL, P., 1986. Etude préliminaire du rôle de la photopériode sur l'hibernation de jeunes escargots Petits-gris Helix aspersa Müller (Mollusque, Gastéropode Pulmoné, Stylommatophore. Haliotis, 16 (1987) 47-55.

BAILEY, S.E.R., 1981. Circannual and circadian rhythms in the snail Helix aspersa Müller and the photoperiodic control of annual activity and reproduction. J. Comp. Physiol., C.B., 142, 89-94.

DAGUZAN, J., 1982. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). II. Evolution de la population juvénile de l'éclosion à l'âge de 12 semaines, en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées. Ann. Zootechn., 31, 87-110.

DAGUZAN, J. et LE GUEN, C., 1986. Ecophysiologie de la croissance de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller), après une hibernation artificielle et en conditions contrôlées. Haliotis, 16, 1-11.

EAKIN, R.M. et BRANDERBURGER, J.L., 1975. Retinal differences between light-tolerant an light avoiding slugs (Mollusca : Pulmonata). Journ. of ultrastructure research, 53, 382-394.

GOMOT, L., ENEE, J. et LAURENT J., 1982. Influence de la photopériode sur la croissance pondérale de l'escargot Helix aspersa Müller, en milieu contrôlé. C. R. Acad. Sci., Paris, 294, n°5, 749-752.

JEPPESEN, L.L., 1977. Photoperiodic control of hibernation in Helix pomatia L. (G.P.). Viddensk. Meddr. dansk. naturh. foven, 139, 7-20.

PITTENDRIGH, C.S., 1972. Circadian surfaces and the diversity of possible roles of Circadian Organisation in photoperiodic induction. Proc. Nat. Acad. Sci., 69, 2734-2737.

HALIOTIS, 19 (1989) : 57-67.

LOCALISATION ET INFESTATION DE Helix aspersa , HOTE INTERMEDIAIRE DE PROTOSTRONGLE EN TOURAINE.

par
Jacques CABARET
I.N.R.A.,Station de pathologie aviaire et Parasitologie,
Unité d'écologie parasitaire,37380 Monnaie,France.

ABSTRACT : LOCALISATION AND INFECTION OF Helix aspersa INTERMEDIARY HOST OF PROTOSTRONGYLIDS IN TOURAINE.

H. aspersa was mostly found in areas located less than 100 m over sea level and where the average annual rainfall was over 600 mm.The density of H. aspersa was higher in dairy goat farms utilising pastures on calcareous soils. It can be concluded that H. aspersa plays an important role as intermediate host for M. capillaris, particularly in Spring, whereas Deroceras reticulatum is the most infected species of pastures in Autumn.

RESUME :

Helix aspersa est situé dans les localités dont l'altitude est inférieure à 100m au-dessus du niveau de la mer et la pluviométrie annuelle est de plus de 600mm. Les populations sont denses dans les fermes caprines utilisant des terres calcaires. H. aspersa est un hôte intermédiaire pour Muellerius capillaris et cela surtout au printemps, alors que Deroceras reticulatum est l'espèce la plus infestée en automne.

Mots clés :Helix aspersa, Muellerius capillaris, Touraine, biotopes, Protostrongles.

Keywords : Helix aspersa, Muellerius capillaris, Touraine, biotopes, Protostrongyles.

INTRODUCTION

Le petit-gris est un hôte intermédiaire dans le cycle évolutif des nématodes Protostrongylidés ; l'hôte définitif est un petit ruminant domestique ou sauvage. La chèvre est un hôte particulièrement favorable pour un protostrongylidé, Muellerius capillaris, dans les conditions tourangelles (Mangeon et Cabaret , 1987). Helix aspersa est un hôte intermédiaire important dans la région (Cabaret, 1984).

Les données relatives aux localisations particulières de H.aspersa sont rares dans la région (Letacq, 1901) mais également dans l'ensemble de l'Europe (André, 1981 ; Manga, 1985 ; Aparicio, 1986). Les tentatives de mise en relation des facteurs de milieu et de la présence de certaines espèces de mollusques sont très rares (in Peake, 1978).

Les objectifs du présent travail sont donc:

- au sein de la région (Touraine, centre- nord-ouest de la France), existe-t-il des zones favorables aux fortes populations de ce gastéropode?

- le mollusque est-il localisé en certains endroits précis des fermes caprines?

- quelle est son importance dans la transmission de l'infestation des chèvres par M. capillaris?

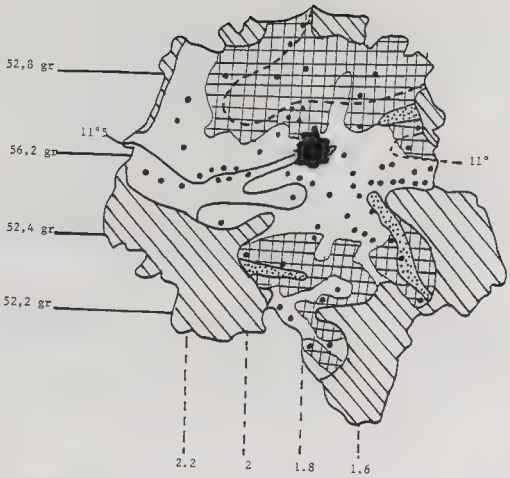


Figure 1 : Localisation des prélèvements de Helix aspersa en milieu rudéral (1981-1982)

MATERIEL ET METHODES

Les observations s'étendent de 1981 à 1984 selon des modalités diverses qui sont résumées dans le tableau 1. La première concerne une enquête réalisée sur l'ensemble du département d'Indre-et- Loire : approximativement tous les deux kilomètres le long des principaux segments routiers, des examens sont réalisés pendant 10 mn en 2 ou 3 endroits distants de plusieurs mètres, ce qui constitue une station. 247 stations positives sont retenues pour l'analyse (fig.1).

La seconde observation concerne un parc d'une ferme caprine (environ 100 M2) située à Saint-Epain et visitée mensuellement durant deux ans.

La troisième observation est effectuée au printemps 1983 dans 31 parcs ou zones attenant directement à la chèvrerie. Les fermes sont distribuées sur l'ensemble du département.

La quatrième observation est réalisée en 1984 dans 18 parcs ou pâturages de fermes caprines, en automne (octobre, novembre).

Les parcs sont définis comme des surfaces pâturables de moins d'un hectare disponibles en libre accès pour environ 50 chèvres. Les pâturages ne sont pas en accès direct et occupent des surfaces plus importantes.

Tableau 1 : Description des observations sur H. aspersa

Chronologie des observations		Nombre de stations	Type de milieu
1	1981 1982	247 stations positives	Bords de chemins, fossés, friches. Non infestés par M. capillaris
2	1981 1982	1	Parc d'une ferme caprine infestée
3	1983	63 stations	Parcs de fermes caprines infestées
4	1984	18 stations	Parcs et pâturages de fermes caprines infestées

* La diagnose des mollusques est réalisée selon les indications de Kerney et Cameron (1979) et la nomenclature en accord avec Walden (1976).

* La mise en évidence des larves de M. capillaris est faite après écrasement et examen du pied pour les petits juvéniles et après digestion pepsique pour les individus plus volumineux (Cabaret, 1979).

* Description de l'environnement. Les données géologiques sont extraites de la carte au 1/500.000° du B.R.G.M. (1980). La pédologie, la pluviométrie, le relief sont extraits des cartes de Corillon (1973) pour le nord du département et de Baron et al (1981) pour le sud.

Des analyses de sol ont été effectuées sur les parcs et pâturages par le laboratoire I.N.R.A. d'Arras selon des méthodes classiques. Le recouvrement par les plantes les plus importantes a été réalisé par la méthode des contacts (50) sur une bande représentative de 5 m de long (Daget et Poissonnet, 1972).

* informations sur les élevages. L'infestation du troupeau est mesurée selon Cabaret et Anjorand (1984) : le nombre moyen de larves L1 de M. capillaris est determiné dans les fèces des chèvres.

Certaines caractéristiques sont obtenues après information auprès de l'éleveur : nombre d'hectares de pâturage disponible pour le troupeau,traitements anthelminthiques, présence de prairies naturelles,possibilité de culture de Luzerne ou non, sol calcaire ou non.

* traitement des données. Il est classique ou fait appel aux techniques d'analyse multivariées. Il s'agit alors d'analyse factorielle de correspondance.

RESULTATS

1) Distribution de H. aspersa en Touraine

H.aspersa represente 4 à 22 % de la malacofaune selon les mois de prélèvement. Aucun gastéropode n'a été repéré de décembre à fevrier ; la population du petit-gris est au plus bas en mars-avril en milieu rudéral (friches, talus, bords de chemins, environs des habitations) non pâturé. La presence de H. aspersa et certains paramètres de l'environnement sont présentés dans la figure 1. Le tableau 2 met en relation les divers paramètres de milieu et la présence de H. aspersa ; semblent favorables les sols d'alluvions sur quaternaire récent situés à faible altitude, en zone de pluviométrie élevée.

Tableau 2 : Milieu et présence de H. aspersa en Touraine (247 sites)

Facteurs	pourcentages de sites	pourcentages de présence
Geologie		
Eocène moyen et supérieur	39,3	37,6
Crétacé supérieur	27,1	26,1
Quaternaire récent	22,3	28,3
Sols		
Sols d'alluvions	27,5	42,0
Sols bruns lessivés	17,8	10,1
Sols bruns eutrophes et sols lessivés	17,8	20,4
Sols bruns eutrophes	8,9	6,8
Rendzines	8,1	11,4
Altitude		
50-100 m	59,9	54,5
100-250 m	25,9	15,9
< 50 m	14,2	29,6
Pluviométrie		
600-700 mm	86,6	93,2
500-600 mm	12,9	6,8

Il apparait clairement que les paramètres de milieu sont très liés et qu'une analyse multivariée s'impose. Les résultats de l'analyse factorielle de correspondance sont présentés dans le tableau 3 et la figure 1. La présence du petit-gris intervient sur les axes un et six avec des contributions spécifiques élevées ; la projection selon ces deux axes présente l'information maximale. Par rapport aux conclusions déjà énoncées, il faut ajouter que l'altitude basse parait jouer un rôle particulier, de même que la pluviométrie élevée et que les critères pédologiques et géologiques ont une part restreinte dans la répartition.

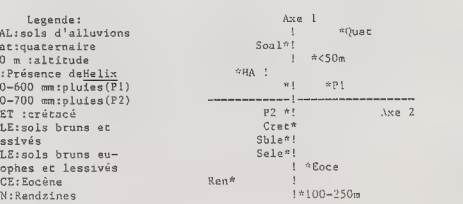


Figure 1: Analyse factorielle de correspondance sur la distribution de H. aspersa en Touraine (247 sites).

Tableau 3 : Analyse factorielle de correspondance sur la distribution de H. aspersa en Touraine.

Numéro d'axe	1	2	3	4	5	6
Pourcentage d'inertie	14	11	9	8	7	7
Caractéristiques	Relief, Quaternaire, Eocène	Crétacé et sols bruns eutrophes	Sols lessivés, Pluviométrie	Rendzines,sols lessivés et podziliques	Rendzines, pluies de 500 600 mm	H.aspersa Quaternaire sols bruns eutrophes ,Rendzines
Contribution spécifique de H. aspersa (%)	5.6	0,1	2,4	4	2,9	23,1

2) Distribution de H. aspersa au sein des parcs pâturés par des Caprins en Touraine.

L'étude menée au sein d'une exploitation montre que pour des évaluations sur une année complète H. aspersa représente 89,9 % de la malacofaune. Un travail réalisé sur un échantillon d'exploitations au printemps 1983 indique que H. aspersa participe pour 41,1 % à la faune des mollusques. Deroceras reticulatum est également dans ces conditions très important. L'infestation par M. capillaris constitue un des paramètres de l'environnement. Les principaux résultats sont exposés dans l'analyse factorielle de correspondances : figure 2. Il apparaît que :

- la densité des petit-gris (% HA) est liée aux sols calcaires et à l'absence de Deroceras reticulatum ; le coefficient d'explication est de 0,69 pour 62 données.

- l'infestation moyenne (larve du stade 3 - ou L3 - par mollusque : L3/M) des hôtes intermédiaires dépend surtout du pourcentage de H. aspersa dans la malacofaune. Les caractéristiques d'élevage sont d'un intérêt secondaire, qu'il s'agisse de l'élimination de larves L1 dans les fèces de chèvres (LPG : larves/gramme de fèces), de la surface de pâturage (Ha/CH : hectare de pâture disponible par chèvre laitière), qu'il s'agisse de prairies naturelles ou non (PNAT) et que les terres soient propices ou non à la culture de la luzerne (LUZ).

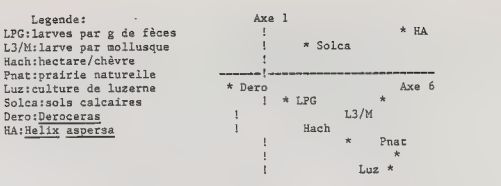


Figure 3 : Enquête sur la présence et l'infestation des hélicidés dans les parcs des fermes caprines au printemps (1983) : analyse factorielle de correspondance.

3) Aspect de la malacofaune selon la nature de la pâture : parc ou pâturage (Automne 1984)

Les principaux résultats sont exposés dans le tableau 4 . Le parc, par rapport au pâturage, a un sol plus basique, contenant plus d'azote, de matière organique, de calcium échangeable ; la couverture en légumineuse est beaucoup plus importante. La densité de H. aspersa est plus forte sur les parcs.

Tableau 4 : Description des parcs et pâturages caprins en Touraine (Automne 1984)

Paramètres	Parc (n=8)	Pâturages (n=17)
Sol		
pH	6,81	6,98
Azote Kjeldhal	0,163	0,073
Matière organique	0,768	0,690
Calcium échangeable	1,169	0,964
Végétation (% recouvrement)		
Ray-grass anglais	19,5	20,0
Luzerne lupuline	0,3	0,6
Légumineuses	23,0	6,8
Malacofaune (% en densité)		
H. aspersa	17,1	2,5
D. reticulatum	54,3	61,3
Arion ater	20,0	25,2

4) Infestation de H. aspersa par M.capillaris

Les résultats sont portés sur le tableau 4. H. aspersa represente une part importante de la malacofaune aux abords de la chèvrerie et assura une grande part de l'infestation du parc (nombre de larves L3 de M.capillaris extraites de l'ensemble des gastéropodes récoltés en 20 mn). C'est au contraire Deroceras qui joue un rôle presque exclusif dans l'infestation des pâturages en automne.

Tableau 4 : Infestation de H. aspersa par M. capillaris dans diverses conditions

Nmol:nombre de petit-gris examinés
DI:degré d'infestation (Nombre moyen de larves 3 par mollusque).
% POP : pourcentage de H. aspersa dans la malacofaune
% INF : pourcentage de larves L3 hébergées par H. aspersa dans un échantillon récolté durant 20 mn

Caractéristiques des observations	H. aspersa			Deroceras	
	NMOL	DI	% POP	% INF	% INF
Abords de chèvrerie					
* une ferme caprine (1981-1982) toute l'année	116	0,15	90	56	40
* 32 fermes caprines (1983) printemps	238	0,92	41	59	11
Pâturages 18 parcelles (1984) automne	15	0	7	0	98

DISCUSSION

Deux aspects retiendront notre attention : d'abord l'association entre les facteurs d'environnement et la répartition des petit-gris et ensuite la part de H. aspersa dans l'infestation des pâturages des fermes caprines.

* Localisation des petit-gris et environnement

De nombreux facteurs ont été recensés pour les helicidae : géologiques (Cabaret et Galkin-Cabaret, 1985), édaphiques (Peake, 1978 ; Andersen et Halvorsen, 1984), topographiques (Aparicio, 1986), climatiques (Rousseau et Laurin, 1984), botaniques (Soyer, 1957 ; Manga-Gonzalez, 1983 ; Cabaret et Everling, 1987). Pour chaque niveau d'étude (régional, communal ou parcellaire) les paramètres seront differents. Pour les études régionales, la facilité d'obtention des données est très importante : l'utilisation de cartes pré-établies est sans doute la méthode de choix. Les paramètres accessibles sont : géologiques, édaphiques parfois, altitude et pluviométrie des stations sont disponibles. L'interêt de la temperature n'a pû être mis en évidence dans notre travail mais les variations régionales sont faibles (un demi degré en moyenne annuelle) et cette variable serait à prendre en compte dans d'autres conditions. Au contraire, les parametres des études localisées devront être produits par le malacologiste et ce sont alors les facteurs au meilleur potentiel explicatif qui devraient être retenus.

Lors d'études régionales, l'utilisation des informations existantes permet de dégager les zones favorables comme Wright et Swire (1984) l'ont fait pour les limnées tronquées. En

Touraine, nous avions pû montrer que les endroits d'altitude relativement élevée (100 à 250 m) sont défavorables à l'ensemble de la malacofaune alors que les sols d'alluvions (Quaternaire récent) sont au contraire favorables (Cabaret et Galkin-Cabaret 1985). Les résultats de l'étude présente indiquent que pour H. aspersa l'altitude du site est un facteur important ainsi que la pluviométrie annuelle. Le rôle de la pluviométrie prête peu à discussion, par contre celui de l'altitude est délicat à expliquer,d'autant plus que Aparicio (1986) ne note pas de d'écart pour le petit-gris entre deux zones du centre de l'Espagne dont l'altitude est differente. Ce facteur est lié à la presence de sols alluviaux parmi l'ensemble des paramètres retenus ; il est possible l'exposition aux vents (facteur non étudié ici) soit plus forte en altitude et ait un effet défavorable sur les escargots, directement ou indirectement (action sur le micro-milieu). Il faut remarquer que parmi les 23 facteurs retenus seuls quelques uns ont un aspect prédictif pour la présence d'H. aspersa. Les estimations seraient sans doute de meilleure qualité si : a) un index, même grossier d'anthropisation (gites par exemple) était déterminé et intégré à l'analyse et b) une appréciation du nombre de petit-gris était substituée à la notion de présence-absence.

Les résultats relatifs aux relevés d'exploitations caprines sont satisfaisants dans la mesure où des coefficients d'explication de 0.69 pour 62 relevés sont obtenus avec deux paramètres (sols calcaires et présence de Deroceras reticulatum). L'importance du type de sol (calcium et pH) a déjà montrée pour les micro-mollusques (Peake, 1978 ; Andersen et Halvorsen, 1984) ; le rapport Calcium/Magnesium du sol intervient sur la densité des Helicelles au Maroc (Cabaret, 1981). Les informations citées concernent les prélèvements aux abords des batiments d'élevage en bordure des parcs, c'est-à-dire un milieu fortement anthropisé. La densité des petit-gris est faible sur les parcs et très faible sur les pâturages. Sur ces derniers D. reticulatum est très dominant, puisqu'il peut représenter près de 98 % de la malacofaune. Là encore, la multiplicité des facteurs se réduit à l'analyse : ni la charge à l'hectare des chèvres ni les operations sur les pâtures semblent influer sur la densité des petit-gris.

* Influence de l'environnement sur l'infestation dûe à H. aspersa dans des fermes caprines.

Deux cas distincts doivent être envisagés, celui du printemps et de l'automne ; le premier concerne H. aspersa et le second D. reticulatum comme nous l'avions déjà mentionné (Cabaret et al 1986). Au printemps le petit-gris intervient très fortement sur l'infes-

tation du pâturage, quelles que soient les conditions d'environnement. En automne son rôle sera très variable selon la localisation des fermes. Les données obtenues durant cette saison sont partielles et devraient être étendues. En particulier le rôle des divers secteurs de l'exploitation (abords de chèvrerie, parc et pâturage) mériteraient une étude complémentaire.

REMERCIEMENTS

Ils vont à tous ceux qui nous ont aidés à réaliser ce travail de plusieurs années, en particulier Tamara Galkin-Cabaret, Nadine Anjorand et Nicole Mangeon. La cinquantaine d'éleveurs caprins d'Indre-et-Loire qui a participé à nos enquêtes doit être également remerciée ; nous pensons particulièrement à Monsieur et Madame Bulté de Saint-Epain chez qui des observations ont été réalisées mensuellement pendant deux années. Le support financier de la Société Rhone-Mérieux puis de la Région Centre a permis de concrétiser certaines études.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDRE, J, 1981. -Etude des peuplements malacologiques d'une succession végétale post-culturale. Haliotis, 11, 15-27.

ANDERSEN, J., HALVORSEN O., 1984 - Species composition, abundance, habitat requirements and régional distribution of terrestrial gastropods in Arctic Norway. Polar Biol., 3, 45-53.

APARICIO, M.A., 1986. - The geographic distribution of the family Helicidae in Central Spain. Proc. 8th Int. Malacological Congress, Budapest, 1983, 1-6.

BARON, Y., DUPIAS, G., VILKS, A., 1981. - Carte de la végétation de la France.C.N.R.S., N°39, Chateauroux.
Bureau de Recherches Géologiques et Minières. 1980. Carte : géologique et minière de la France et de la marge continentale à l'échelle 1/500.000.

BONAVITA, A., 1965. - Révision et étude écologique des hélicinés (gastéropodes pulmonés) de Provence. Thèse 3° Cycle, Université Aix-Marseille.

CABARET, J., 1979. - Réceptivité expérimentale à l'infestation par les larves L1 de Protostrongylidés de quelques hélicidés fréquents au Maroc. Facteurs de variation. Ann. Parasitol., 54, 475-482.

CABARET, J., 1981. -Receptivité des Mollusques terrestres de la région de Rabat à l'infestation par les Protostrongles dans les conditions expérimentales et naturelles. Thèse Doc. ès Sciences Naturelles, Paris VI et Muséum National d'Histoire Naturelle, 214 p.

CABARET, J., 1984. - Les Mollusques hôtes intermédiaires dans la muelleriose caprine en Touraine.In:Les maladies de la chèvre .I.N.R.A., 28, 337-345.

CABARET, J.; ANJORAND, N., 1984. - Le diagnostic d 'exploitation pour les Protostrongylidoses : comparaisons de méthodes en élevage caprin. Rev. Med. Vet., 135, 239-242.

CABARET, J., EVERLING, PH., 1987. - Les protostrongylidoses des Ovins en garrigues : intérêt de l'étude des Mollusques hôtes intermédiaires. Acta Oecologica, Oecol. Appl., 8, 111-123.

CABARET, J., GALKIN-CABARET, T.,1 985. - Milieu et répartition des mollusques hôtes intermédiaires de protostrongles en Touraine. Rec. Med. Vet., 161,1 17-125.

CABARET, J.,MANGEON, N., ANJORAND, N., 1986. - Relation entre l'infestation par Muellerius capillaris des hôtes intermédiaires et celle des caprins en Touraine. Ann. Parasitol., 61, 651-658.

CORILLION, R., 1976. - Carte de la végétation de la France. C.N.R.S., N° 32, TOURS.

DAGET, P., POISSONNET, J., 1972. - Un procédé d'estimation de la valeur pastorale des pâturages. Fourrages, 49, 31-38.

KERNEY, M.P., CAMERON, R.A.D., 1979. - A field guide to the land-snails of Britain and North-west Europe. Collins, London, 288p.

LETACQ, A.L., 1901. - Liste des Mollusques recueillis dans les cantons de Fresnay et de Saint-Paterne. Bull. Soc. Agric. Sci. et Arts du Mans, 136-141.

MANGA-GONZALEZ, M.Y., 1983. - Los helicidae (Gastropoda, Pulmonata) de la provincia de Leon. Institucion "Fray bernardino de Sahagun". Exema Diputacion provincial de Leon. Consejo superior de investigaciones cientificas. Leon, 394 p.

MANGEON, N., CABARET, J., 1987. - Infestation comparée des Ovins et des Caprins en pâturages mixtes. Bull. G.T.V., 4, 43-48.

PEAKE, J., 1978. - Distribution and Ecology of the Stylommatophora p. 430-526.IN "Pulmonates"2A. Systematics, Evolution and Ecology. Ed. Fretter V. and Peake J. Academic Press, London.

PUISSEGUR, J.J., 1976. - Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Doin, Paris, 277 p.

ROUSSEAU, D.D., LAURIN, B., 1984. - Variations de Pupilla muscorum L.(Gastropoda) dans le quaternaire d'Achenheim (Alsace) : une analyse de l'interaction entre espèce et milieu. Geobios, Mém. spécial n° 8, 349-345.

SOYER, B., 1957. - Etude statistique des groupements d'animaux dans les associations végétales des environs de Marseille. III Les gastéropodes exceptés les Arionidés et les Limacidés. Vie et Milieu, C, 8, 235-243.

WALDEN, H.W., 1976. - A nomenclatural list of the land Mollusca of the British Isles. J. Conch., 29, 21-25.

WRIGHT. P.S., SWIRE, P.W., 1984. - Soil type and the distribution of Lymnaea truncatula. Vet. Rec., 114, 294-295.

HALIOTIS, 19 (1989) : 69-75.

IMPORTANCE DES NEMATODES EN HELICICULTURE ET METHODE DE PROPHYLAXIE

par

Serge MORAND* et Jean-Claude BONNET**

* Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie (L.A. INRA), Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, 35042 RENNES-CEDEX

** Unité de recherches hélicoles de l'INRA-Magneraud, 11700 SURGERES.

ABSTRACT: **Importance of Nematodes in Snails breeding and prophylactic method.**
Four species of Nematodes are frequently associated with *Helix aspersa* in breeding: *Alloionema appendiculatum*, *Angiostoma aspersae*, *Nemhelix bakeri* et *Rhabditis gracilicaudata*. The Nematodes are introduced either with reproductor snails from nature, or from the soil used as laying substratum. We see the evolution of prevalence of infestation during the different stages of breeding. The young snails are infested during the hatching period. We propose a prophylactic method based upon snail egg washing, before the out of soil incubation. It occurs that the young snails are not parazited and their growth does not seem to be affected by this treatment.
Key-Words: Parasitism, Nematodes, Snails breeding, *Helix aspersa* prophylaxis

RESUME: Quatre espèces de Nématodes sont fréquemment associées à *Helix aspersa* en élevage: *Alloionema appendiculatum*, *Angiostoma aspersae*, *Nemhelix bakeri* et *Rhabditis gracilicaudata*. Les Nématodes sont introduits avec les escargots reproducteurs issus du milieu naturel, ainsi que par la terre utilisée comme substrat de ponte. Nous suivons l'évolution des taux de parasitisme au cours des différentes phases de l'élevage. Les juvéniles d'escargots sont infestés au cours de la phase d'incubation. Nous proposons une méthode prophylactique basée sur un lavage des oeufs d'escargots, précédant une incubation hors-terre. Les jeunes escargots se révèlent indemnes de parasites et leur croissance ne semble pas affectée par le traitement subi.
Mots-clés: Parasitisme, Nematodes, Heliciculture, *Helix aspersa*, prophylaxie

INTRODUCTION

En regard des recherches effectuées sur sa biologie, le parasitisme d'*Helix aspersa* Müller a été peu étudié (MENGERT, 1953; RATANARAT-BROCKELMAN, 1974). Pourtant, le développement de l'héliciculture a relancé les travaux dans ce domaine après constatation d'une présence importante de Nématodes, parfois accompagnée d'une mortalité des escargots (MORAND,1985; CABARET et al., 1988). La technique d'élevage de l'escargot Petit-Gris, actuellement utilisée, se décompose en trois phases: reproduction, incubation et engraissement des juvéniles dans un bâtiment dont les conditions thermohygrographiques et la photopériode sont contrôlées (DAGUZAN, 1981, 1982, 1985). Les juvéniles achèvent leur engraissement, jusqu'au stade adulte, en parcs extérieurs.

Des travaux, réalisés dans l'élevage de l'unité de recherche hélicicole INRA du MAGNERAUD, nous permettent de présenter des données sur l'évolution du parasitisme (taux et degrés d'infestation) de différentes espèces de Nématodes, au cours d'une saison de reproduction et pendant les trois phases de l'élevage des escargots. La phase d'incubation pourrait se révéler un moment privilégié d'infestation. En effet, les résultats d'une enquête, portant sur les pratiques hygiéniques et le parasitisme en élevage (CABARET et al., 1988), montrent l'existence d'un parasitisme des juvéniles d'escargots. Pourtant, ces juvéniles ne sont pas en contact avec leurs géniteurs, du fait de la technique d'élevage. De plus, des résultats non encore publiés par nous, démontrent l'existence d'une infestation des nouveau-nés d'escargots à leur éclosion, dans la terre.

Cette étude débouche sur l'élaboration d'une méthode de prophylaxie des nématodoses de juvéniles d'escargots, qui consiste à laver les oeufs d'escargots avant de poursuivre leur incubation hors substrat.

MATERIELS ET METHODES

*– technique d'élevage de l'escargot Petit–Gris (DAGUZAN, 1983, 1985, 1986).

Les escargots reproducteurs (adultes bordés) sont issus du milieu naturel (Charentes en France) et subissent une hibernation contrôlée (température: 5°C, humidité relative: 80%, photopériode 8h jour/16 h nuit). Après 3 mois d'hibernation, les escargots sont placés dans des enceintes de reproduction (76x34x22 cm), en bâtiment contrôlé (température: 20° C; humidité relative: 80%; photopériode: 18h jour/16 h nuit). Des pots horticoles remplis de terre sont à leur disposition pour la ponte. Jusqu'à présent la technique employée consistait à récupérer les pots contenant une ponte d'escargot et à la recouvrir d'une plaque de plexiglass transparent. Les juvéniles, à l'éclosion, doués d'un géotropisme négatif, sortent de la terre et se collent à la paroi de la plaque où ils sont récupérés. L'engraissement des juvéniles jusqu'à l'age de 12 semaines (stade 1) s'effectue toujours en bâtiment (température: 20° C; humidité relative: 80%; photopériode: 12hjour/12hnuit); après 12 semaines leur engraissement est poursuivi en parc extérieur. Une partie des juvéniles de stade 1 achève leur croissance dans un autre bâtiment dont les paramètres environnementaux contrôlés sont identiques à ceux des adultes.

La nourriture fournie aux escargots adultes ou juvéniles est un aliment composé sous forme de poudre.

*–analyse parasitologique

–*Angiostoma aspersae* Morand est récolté dans la cavité pulmonaire et entre corps et coquille,– *Nemhelix bakeri* Morand et Petter dans l'appareil génital des escargots adultes,– *Rhabditis graciucaudata* de Man est localisé, à l'état larvaire, entre corps et coquille. Enfin, *Alloionema appendiculatum* Schneider est obtenu après dilacération des tissus musculaires.

Les juvéniles d'escargots sont écrasés entre lame et lamelle et une observation à la loupe binoculaire (G=20x) permet de dénombrer les Nématodes. On peut calculer ainsi un taux d'infestation (% d'escargots infestés) et degré d'infestation (moyenne du nombre de Nématodes par escargot).

*–méthode de prophylaxie

Les pontes sont récupérees et séparées de la terre. Elles sont lavées à l'eau courante durant trente secondes. Les oeufs individualisés et propres sont déposés dans des boites dont le fond ouvert est muni d'un plastique grillagé. Ces boites sont placées sur une surface humide. Les juvéniles sont recueillis à leur éclosion.

*–suivi sanitaire de l'élevage.

Les escargots issus du milieu naturel sont au nombre de 1000. Des mesures parasitologiques sont effectuées à différents niveaux: (a) chez les reproducteurs, au réveil de l'hibernation, puis régulièrement, tous les mois, jusqu'en fin de reproduction. (b) Trois séries (espacées de 1 mois) de trois pontes non lavées sont recueillies. Les pontes sont débarassées de leur substrat et lavées, les Nématodes présents dans l'eau de lavage sont déterminés et comptés. (c) Les taux et degrés d'infestation des juvéniles nés en terre , ou ayant subit la méthode de prophylaxie (lavage des oeufs), sont mesurés. (d) Afin de vérifier si le traitement subi (lavage des oeufs et incubation hors substrat) n'a pas de conséquences sur la croissance des juvéniles, les poids des juvéniles sont comparés. Des lots de 100 escargots agés de 3 jours et de 11 jours (4 lots d'escargots nés en terre et 4 lots nés hors–substrat) sont pesés. Les différences obtenues entre les poids des lots sont appréciés par le test de t de student. (e) L'engraissement final des juvéniles a lieu en parc ou en bâtiment dont les conditions environnementales sont contrôlées (température: 20°C, Humidité relative: 80%, photopériode: 18h jour/6h nuit). Les taux et degrés d'infestation des escargots issus des parcs ou du bâtiment sont comparés.

RESULTATS

1-Evolution de l'infestation des escargots en reproduction

La première mesure (2/87) (Tableau I) concerne des individus mis en reproduction une semaine après leur sortie d'hibernation

TABLEAU I

EVOLUTION DE L'INFESTATION (DEGRE ET TAUX) DES ADULTES REPRODUCTEURS PETIT-GRIS (*HELIX ASPERSA*) PAR TROIS ESPECES DE NEMATODES, AU COURS DE LA PERIODE DE REPRODUCTION EN BATIMENT

Dates	20/02/87	30/03/87	24/04/87	24/05/87
nombre d'escargots examinés	34	18	18	48
Alloionema appendiculatum				
Taux d'infestation*	6 ± 8	17 ± 16	56 ± 22	98 ± 4
Degré d'infestation**	0,9 ± 3,8	3,1 ± 8,6	9,1 ± 11,1	11,5 ± 15,7
Angiostoma aspersae				
Taux d'infestation*	50 ± 17	72 ± 21	78 ± 19	96 ± 6
Degré d'infestation**	0,8 ± 1,6	3,2 ± 3,0	7,1 ± 9,1	13,7 ± 11,3
Nemhelix bakeri				
Taux d'infestation*	24 ± 14	22 ± 19	44 ± 23	67 ± 13
Degré d'infestation**	20,1 ± 46,6	22,9 ± 62,2	28,0 ± 66,8	19,0 ± 34,9

(* en % d'escargots infestés avec intervalle de confiance d'un pourcentage à p<0,05; ** moyenne du nombre de Nématodes par escargot ± écart-type)

Le taux d'infestation d'*A. appendiculatum* est relativement faible en début de reproduction (6 %),mais au bout de trois mois la quasi-totalité des reproducteurs (94 %) est infestée. Le degré d'infestation pour la même période est en augmentation constante

A la sortie d'hibernation la moitié des reproducteurs est infestée par *A. aspersae* et, de même que pour l'espèce précédente, le taux d'infestation tend vers 100 % en fin de reproduction. Le degré d'infestation suit la même progression que celui *A. appendiculatum*.

Par contre *N. bakeri* voit son taux d'infestation augmenter qu' à partir du 24/4/87. Les premiers accouplements ont débuté vers la date du 30/3/87. En fin de reproduction 64 % des escargots sont parasités par cette espèce pour 24 % à la sortie d'hibernation. On remarque que, contrairement aux deux espèces précédentes, le degré d'infestation reste pratiquement identique en début et fin d'observation.

2-Infestation des pontes

Deux espèces de Nématodes sont présents dans la terre de ponte: *A. appendiculatum* et *A. aspersae* (Tableau II). La présence de *A. appendiculatum* est détectée dès le début de la phase de pontes (3/87), 143 Nématodes

sont récupérés dans les dernières pontes. En revanche *A. aspersae* n'apparaît qu'en fin de reproduction, le nombre de Nématodes est relativement peu élevé (0,3 Angiostomes par oeuf).

TABLEAU II

EVOLUTION DE L'INFESTATION DES PONTES NON LAVEES DE L'ESCARGOT *HELIX ASPERSA* PAR DEUX ESPECES DE NEMATODES

Dates	30/03/87	24/04/87	24/05/87
Nombres de pontes	3	3	3
Alloionema appendiculatum			
nombre de pontes infestées	1	1	3
nombre total de Nématodes	3	135	143
nombre de Nématodes par oeuf	0,03	0,68	0,52
Angiostoma aspersae			
nombre de pontes infestées	0	0	1
nombre total de Nématodes	–	–	22
nombre de Nématodes par oeuf	–	–	0,30

3-Mesures de l'infestation des Juvéniles nés en ou hors-substrat et comparaison de leur poids

Les différents lots d'escargots nés en terre présentent tous des individus parasités par *A. appendiculatum* (Tableau III).

TABLEAU III

INFESTATION PAR *ALLOIONEMA APPENDICULATUM* ET POIDS MOYENS DE JUVENILES DE STADE I D'*HELIX ASPERSA*, AGES DE 3 ET 11 JOURS, NES HORS (lots 1,2,3,4) OU EN TERRE (lots 5,6,7,8) (n=100 escargots pour chaque lot)

Ages des juvéniles	3 jours		11 jours	
Juvéniles nés hors-terre				
Lots	1	2	3	4
Degré d'infestation*	0	0	0	0
Taux d'infestation **	–	–	–	–
Poids moyen ($\pm \sigma$)	47,6 ± 15,3	49,3 ± 14,0	119,1 ± 50,0	157,9 ± 80,1
Juvéniles nés en terre				
Lots	5	6	7	8
Degré d'infestation*	32 ± 9	72 ± 9	76 ± 8	57 ± 10
Taux d'infestation **	0,3 ± 0,5	1,8 ± 1,8	3,4 ± 5,9	2,2 ± 4,6
Poids moyen ($\pm \sigma$)	36,2 ± 14,1	35,9 ± 10,1	101 ± 55	94,6 ± 52,8

(* en % d'escargots infestés avec intervalle de confiance d'un pourcentage à p<0,05; ** moyenne du nombre de Nématodes par escargot ± écart-type)

Le taux d'infestation est compris entre 30 et 76 % , tandis que le nombre de Nématodes par juvénile varie entre 0,2 et 3,4. Par contre, les escargots ayant subit le traitement prophylactique sont tous indemnes de parasitisme. En outre, ils ont un poids moyen significativement supérieur (lots 1, 2, 4), sinon identique (lot 3 non différent au seuil de 5% du lot 7) au poids moyen des escargots nés en terre (lot 5, 6, 7,8) (test de t, $p<5$ %).

Enfin, la durée d'incubation hors substrat est plus courte que l'incubation en terre (8 jours au lieu de 15 jours).

4-mesure de l'infestation des juvéniles de stade II en parcs extérieurs et en bâtiment

Une autre espèce de Nématode, *Rhabdias gracilicaudata*, est présente. Ce Nématode n'est pas enkysté à l'état larvaire dans le pied mais se loge entre corps et coquille. Le taux d'infestation de *R. gracilicaudata* est supérieur en parc (100 %) qu'en bâtiment (60 %)(Tableau IV).

TABLEAU IV

MESURES DE L'INFESTATION DE *RHABDITIS GRACILICAUDATA* CHEZ DES *HELIX ASPERSA* JUVENILES DE STADE II ACHEVANT LEUR ENGRAISSEMENT EN PARC EXTERIEURS OU EN BATIMENT

Juvéniles	Taux d'infestation*	Degré d'infestation**
en parcs extérieurs (n=20)	100	23,4 ± 18,6
en bâtiment (n=20)	60 ± 21	17,8 ± 12,5

(* en % d'escargots infestés avec intervalle de confiance d'un pourcentage à $p<0,05$; ** moyenne du nombre de Nématodes par escargot ± écart-type)

R. gracilicaudata n'est pas rencontré ni chez les reproducteurs, ni chez les juvéniles de stade I.

CONCLUSION et DISCUSSION

-La phase de reproduction

Les escargots adultes, issus du milieu naturel, sont infestés par différentes espèces de Nématodes. MENGERT (1953) et RATANARAT-BROCKELMAN (1974) ont déjà signalé des Rhabditides associés à *Helix aspersa*, malheureusement nous ne disposons pas de données quantitatives de taux d'infestation dans la nature.

Nous pouvons supposer que l'infestation par *A. appendiculatum* est assez faible. Lorsque les conditions environnementales sont défavorables, ce Nématode libre survit à l'état de larve de résistance (CLAUS,1868) qui peut pénétrer et s'enkyster dans la musculature du pied d'un Mollusque, avant de regagner le milieu extérieur et engendrer une nouvelle génération libre (MENGERT,1953). Les larves libérées dans le milieu d'élevage par les escargots présentent un développement rapide. De nombreuse larves infestantes peuvent donc être produites. Ce type particulier de développement explique l'augmentation importante du taux d'infestation des adultes reproducteurs au cours du temps.

A. aspersae est localisé, à l'état adulte, dans la cavité pulmonaire des escargots (MORAND, 1986). L'infestation de nouveaux hôtes s'effectue par une libération de larves L1 dans le milieu. Ces larves se logent entre

corps et coquille avant de rejoindre la cavité pulmonaire au stade adulte. Ce mécanisme de transmission par stade infestant libre explique, tout aussi simplement, l'augmentation de l'infestation chez les reproducteurs.

N. bakeri, par contre, présente un cycle assez particulier. L'infestation se produit uniquement lors des accouplements entre Mollusques. Les Nématodes sont échangés avec les spermatozoïdes (MORAND, sous presse). Les résultats présentés ci-dessus confirment ces travaux, l'augmentation du taux d'infestation n'a lieu qu'après les premiers accouplements.

-La phase d'incubation

L'infestation des juvéniles est bien due à une contamination de la terre de ponte. L'augmentation du nombre de Nématodes associés aux oeufs semble liée à l'accroissement du taux d'infestation des géniteurs.

La méthode prophylactique employée apparait efficace. Les juvéniles issus des oeufs lavés et incubés hors-substrat sont indemnes de toute infection due aux Nématodes. De plus, ce traitement ne nuit pas au développement des juvéniles dont le poids moyen est généralement supérieur aux juvéniles éclos selon la technique traditionnelle.

-La phase d'engraissement

Les juvéniles de stade II, mis en parcs extérieurs, se reinfestent. Le nématode libre, *Rhabditis gracilicaudata*, ne s'enkyste pas dans le pied du Mollusque. Le stade larvaire de cette espèce se loge entre corps et coquille de l'escargot. Mais, plus inquiétant nous retrouvons ce Nématode chez les juvéniles de stade II qui achèvent leur engraissement en bâtiment. Diverses origines de contamination sont possibles. KÜLHORM (1986) décrit l'infestation, par des Diptères, de cadavres de Mollusques. Ces Diptères peuvent transporter des oeufs d'Helminthes issus de ces cadavres. Les Diptères sont très fréquents dans les élevages d'escargots; il serait intéressant d'approfondir ces recherches, et de déterminer si ces Diptères sont effectivement capables de véhiculer des nématodes dans les bâtiments d'élevage.

-introduction et développement des Nématodes en élevage d'escargots

Le premier problème de l'héliciculture est le recours à la cueillette, en milieu naturel, d'escargots destinés à la constitution d'un cheptel de reproducteurs. C'est la principale voie d'accès des parasites dans l'élevage (Fig.1).

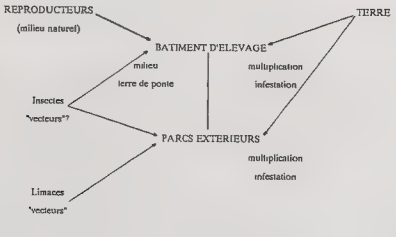


Fig.1 Introduction et développement des Nématodose en élevage d'escargots *Helix aspersa*

Nous supposons que la terre, utilisée comme substrat de ponte, peut aussi constituer une source de contamination en Rhabditides. En bâtiment et en parcs extérieurs, les parasites se trouvent dans des conditions optimales pour assurer leur multiplication et infester rapidement des nouveaux hôtes. Enfin, divers agents, Limaces en parc et éventuellement Diptères, pourraient véhiculer des parasites nuisibles aux escargots.

Les données ci-dessus, enrichies des travaux précédents (MORAND et DAGUZAN, 1986; CABARET et al., 1988), ont mis en lumière l'importance des pratiques sanitaires pour une bonne conduite d'un élevage d'escargots. Une hygiène rigoureuse, un lavage des oeufs et leur incubation hors-substrat, ainsi que l'obtention de reproducteurs issus d'élevage, devraient résoudre à l'avenir les problèmes liés aux Nématodes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CABARET J., MORAND S., AUBERT C., YVORE, P.- A survey of management, hygiene and parasitism of the garden food snail, *Helix aspersa* MÜLLER. J. Molluscan Studies, sous-presse, 1988.

CLAUS, F.W., 1868. -Beobachtungen über die Organisation und Fortpflanzungen von *Leptodera apendiculata*. Schr. Ges. Naturwiss. Marburg 3, sup 1: 1-31.

DAGUZAN, J , 1981.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-Gris *Helix aspersa*. 1- reproduction et éclosion des jeunes, en bâtiment et en conditions thermographiquement contrôlées. Ann. Zootech. 30(2): 249-272.

DAGUZAN, J., 1982.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-Gris *Helix aspersa*. 2- évolution de la population juvénile de l'éclosion à l'âge de 12 semaines en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées. Ann. Zootech. 31(2): 87-110.

DAGUZAN, J., 1985.- Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-Gris *Helix aspersa*. 3- élevage mixte (reproduction en bâtiment contrôlé et engraissement en parc extérieur): activité des individus et évolution de la population juvénile selon la charge biotique. Ann. Zootech. 34(2): 127-148.

KULHORM, F., 1986.- Infestation of cadavres of *Anon rufus* by Diptera and its possible hygienic importance. Angewandte Parasitologie, 27(2): 123-130.

MENGERT, H., 1953. Nematoden und Schnecken. Z. mörph. u. Okol. Tiere 41: 311-349.

MORAND, S., 1985.- Première approche du parasitisme de l'escargot Petit-Gris (*Helix aspersa*) en élevage. Bul. Soc. fran. de Parasitologie, 1: 143-146.

MORAND, S., 1986.- *Angiostoma aspersae* n.sp. parasite de *Helix aspersa* MÜLLER. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris 4e sér., 8: 111-115.

MORAND, S.- Cycle évolutif de *Nemhelix bakeri* MORAND et PETTER parasite de l'appareil génital de *Helix aspersa* MÜLLER. Can. J. Zool.(sous-presse, 1988).

MORAND, S. et DAGUZAN, J., 1986.- Contribution à l'étude du parasitisme de l'escargot Petit-Gris (*Helix aspersa*): premiers résultats concernant l'acarien *Riccardoella limacum* SCHRÄNK et le Nématode *Alloionema appendiculatum* SCHNEIDER. Haliotis, 15: 31-39.

MORAND, S. et PETTER, A.J., 1987.- *Nemhelix bakeri* n.sp. parasite de l'appareil génital de *Helix aspersa* MÜLLER. Can. J. Zool., 64:2008-2011.

HALIOTIS, 19 (1989) : 77-86.

RECHERCHES ECOPHYSIOLOGIQUES SUR LE REGIME ALIMENTAIRE DE L'ESCARGOT PETIT-GRIS

(*HELIX ASPERSA*, MULLER) (MOLLUSQUE GASTEROPODE PULMONE STYLOMMATOPHORE).

par

Loïk GALLOIS et Jacques DAGUZAN.
Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu
Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : ECOPHYSIOLOGICAL RESEARCH ON THE DIET OF THE BROWN GARDEN SNAIL (*HELIX ASPERSA, MULLER) (MOLLUSCA, GASTROPODA, PULMONATA).*

The brown garden snail (*Helix aspersa*, Müller) consumes any vegetation encountered in its habitat, but shows strong preference which does not appear to be age dependant, Preferences are established as a function of olfactory and no visual cues.

KEY-WORDS : Diet. Alimentary choice. Nutrition. *Helix aspersa* Müller.

RESUME : L'escargot Petit-gris (*Helix aspersa*, Müller) consomme tous les végétaux qui se trouve dans son biotope, mais montre cependant un préférendum alimentaire bien délimité qui ne semble pas varier avec l'âge. Ce choix alimentaire paraît s'établir grâce à l'olfaction et non à la vision.

MOTS-CLES : Régime alimentaire. Choix alimentaire. Nutrition. Helix aspersa Müller.

INTRODUCTION.

La composition du régime alimentaire d'un animal est d'une importance fondamentale en biologie et en écologie. Comme la plupart des organismes choisissent leur nourriture dans un large spectre d'aliments potentiels, la sélection effectuée joue un rôle considérable. Ce choix alimentaire, réalisé par un phytophage à une incidence à la fois sur l'animal car elle intervient pour une part importante dans la détermination de la quantité et du type d'aliment ingéré et par voie de conséquence sur la croissance et l'état physiologique du prédateur, et sur le végétal en entraînant chez lui la mise en place de défenses contre les herbivores (GRIME et BLYTE, 1969 ; RHOADES D.F. et CATES R.G., 1976) et en influençant son développement et sa succession dans le temps (CATES et ORIANS, 1975 ; LUBCHENCO, 1978 ; NICOTRI, 1980).

De nombreuses recherches ont abordé le problème de l'alimentation tant chez des Mollusques marins que chez les Gastéropodes terrestres. Il a été notamment démontré chez ces derniers que différentes espèces de Limaces en quête de nourriture peuvent parcourir de longues distances (10-20 m) sur un terrain leur offrant peu d'aliments (MOEN, 1965) de même que sur une aire riche en végétaux (RICOU et MALLET, 1977) comme s'il s'agissait alors d'identifier ces plantes afin d'effectuer un choix. JENNINGS et BARKHAM (1975) ont révélé l'existence d'une faible spécificité dans le choix des végétaux chez huit espèces de Limaces étudiées. Celle-ci est cependant suffisante pour expliquer la séparation des niches écologiques. Récemment MOLGARD (1986) a mis en évidence la préférence alimentaire d'*Helix pomatia* L. et d'*Arion*

ater vis à vis de certains végétaux.

Dans ce travail, nous étudions le préférendum alimentaire de l'escargot *Helix aspersa*, Müller, vis à vis de 13 végétaux. Les résultats obtenus en conditions naturelles et en laboratoire ont été comparés. Différentes expériences nous permettent de suivre l'évolution de ce préférendum au cours des différents stades de croissance, décrits par CHARRIER et DAGUZAN (1978).

MATERIEL ET METHODES.

1. Origine des escargots et végétaux utilisés.

Tous les escargots Petits-gris jeunes et adultes sont collectés sur le Mont-Saint-Saint-Michel (Manche). Les feuilles de dix espèces de végétaux trouvés dans leur habitat naturel, ainsi que celles de trois plantes cultivées (Laitue, Chou, Pomme de terre) sont présentées aux animaux afin de déterminer les réponses alimentaires ainsi que leur préférence (Tabl. 1). Les expériences sont réalisées avec des escargots juvéniles I (3mm < D < 21mm), juvéniles II (21mm < D < 27mm) et adultes "bordés" (1).

Tableau I

Espèces végétales utilisées pour l'étude du choix alimentaire de l'escargot Petit-gris *Helix aspersa*, Müller).

Nom vernaculaire	Nom scientifique	Famille
Laitue romaine (*)	*Lactuca sativa L.*	Composées
Pissenlit dent de lion	*Taraxacum dens leonis L.*	Composées
Chou rave (*)	*Brassica rapa L.*	Crucifères
Pervenche majeur	*Vinca major L.*	Apocynées
Vigne vierge	*Parthenocissus quinquefolia L.*	Vitacées
Geranium herbe à Robert	*Geranium robertianium L.*	Géraniacées
Houque laineuse	*Holcus lanatus L.*	Graminées
Rumex elegant	*Rumex pulcher L.*	Polygonées
Trèfle des prés	*Trifolium pratense L.*	Papilionacées
Vesce fausse gesse	*Vicia lathyroides L.*	Papilionacées
Berce spondyle	*Heracleum sphondylium L.*	Ombellifères
Pomme de terre (*)	*Solanum tuberosum L.*	Solanées
Ortie dioique	*Urtica dioica L.*	Urticées

(*) . espèces cultivées.

Chaque expérience dure trois jours, pendant lesquels les feuilles de trois végétaux sont présentés. Des procédures identiques sont adoptées pour les études réalisées en conditions naturelles et celles effectuées en laboratoire avec des conditions thermo-hygrométriques contrôlées. Quel que soit le milieu d'étude, les observations ont lieu chaque jour à 9h et

(1) D : grand diamètre de la coquille (CHARRIER et DAGUZAN, 1978).

16h T.U. Les feuilles des divers végétaux sont remplacés chaque jour, après les observations du matin.

2. Les enceintes expérimentales.

a) En conditions naturelles.

Les enceintes utilisées sont cylindriques (hauteur : 0,50 m ; diamètre : 0,52 m ; volume : 0,106 m^3). La paroi est une toile de nylon aux mailles fines afin de protéger les escargots des insectes prédateurs.

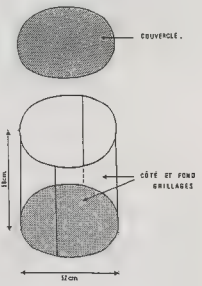


Fig. 1 - Enceinte expérimentale utilisée pour tester chez l'escargot de jardin *Helix aspersa* Müller, le choix alimentaire en conditions naturelles.

Les feuilles des végétaux sont disposées à la périphérie de l'enceinte, de telle façon qu'il y ait la distance maximale entre deux plantes. Un abreuvoir et deux abris sont également mis à la disposition des escargots. Quarante individus adultes sont introduits dans chaque cellule pour les tests. Chaque jour de l'expérience, la position des feuilles subit une rotation de 120° afin de minimiser l'action possible des facteurs microclimatiques.

Ces études se déroulent sur 3 mois entre le 10 avril et le 10 juillet 1983. Les modifications climatiques intervenant pendant cette période étant non négligeables, une station météorologique est installée dans ce parc à cet effet. Elle donne en permanence les valeurs de l'hygrométrie, de la température et de la pluviométrie.

b) En conditions contrôlées, en laboratoire.

Dix escargots sont placés dans une enceinte expérimentale en plexiglass en forme d'étoile (Fig.2). Les feuilles de trois espèces végétales sont disposées à l'extrémité de chacune des six branches de l'étoile, un même végétal étant localisé aux deux points diamétralement opposés. A chaque entrée de branche est placée une chicane évitant toute vision directe de l'aliment.

Ces enceintes sont placées dans des salles d'élevage dont les conditions climatiques sont les suivantes : température : 20°C 1°C ; humidité relative : 80 % ± 5% Hr ; photopériode : photophase : 12 heures/Scotophase : 12 heures.

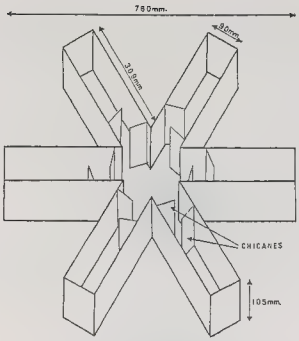


Fig. 2 - Enceinte expérimentale utilisée pour tester chez l'escargot Petit-gris, *Helix aspersa*, Müller) le choix alimentaire en conditions contrôlées.

3 - Expression des résultats.

Les expériences réalisées en conditions naturelles et en laboratoire ont permis de mettre en évidence un ordre de préférence des escargots des escargots vis à vis des plantes testées. Les indices de consommation alimentaire (I.C.A.) pour une plante donnée varie entre 0 (végétal non consommé) et 3 (consommation préférentielle). (Tableau II).

Tableau II

Valeurs et significations des indices de consommation alimentaire.

Indices (I.C.A.)	Signification
0	Végétal non-consommé
1	Végétal le moins consommé
2	Végétal "moyennement" consommé
3	Végétal le plus consommé

RESULTATS.

Les résultats sont résumés dans le tableau III. Les valeurs des indices permettent alors de calculer un coefficient de préférendum alimentaire (C.P.A.) de l'escargot Petit-gris pour un végétal donné :

$$C.P.A. = \frac{t/c}{n}$$

où t : somme des valeurs attribuées pour une plante donnée,
c : nombre de combinaisons effectuées, faisant intervenir cette même plante,
n : nombre de plantes mises à la disposition de l'escargot pour chaque combinaison.

Tableau III

Résultats des tests du choix alimentaire de l'escargot Petit-gris *(Helix aspersa,* Müller, adulte.

Combinaisons étudiées	Valeurs des indices de consommation alimentaire (I.C.A.) en fonction des plantes testées																									
	En milieu naturel													En conditions thermohygrométriques contrôlées												
	Laitue	Chou	Rumex	Pissenlit	Ortie	Pervenche	Berce	Géranium	Trèfle	Pomme de terre	Houque laineuse	Vesce	Vigne-vierge	Laitue	Chou	Rumex	Pissenlit	Ortie	Pervenche	Berce	Géranium	Trèfle	Pomme de terre	Houque laineuse	Vesce	Vigne vierge
Laitue - Pervenche - Vesce	3					1						2		3					1						2	
Laitue - Pissenlit - Chou	3	2		0										3	1		2									
Laitue - Rumex - Houque laineuse	3		1								2			3		0								2		
Pissenlit - Ortie - Pervenche				3	1	2											3	2	2							
Vigne vierge - Berce - Chou		3					2						1		3					2						0
Chou - Géranium - Pervenche		3				2		1							3				2		2					
Pissenlit - Trèfle - Rumex			1	3					2							0	3					2				
Berce - Géranium - Ortie					3		2	0										3		2	1					
Berce - Trèfle - Houque laineuse							3		2		1									3		2		1		
Chou - Ortie - Rumex		3	1		2										3	0		2								
Laitue - Pervenche - Géranium	3					2		1						3					2		1					
Pissenlit - Vesce - Vigne vierge				3								3	1				2								3	1
Pissenlit - Houque laineuse - Pervenche				3		2					1						3		2					1		
Berce - Vesce - Rumex			1				3					2				0				2					3	
Laitue - Ortie - Trèfle	3				2				1					3				2				2				
Berce - Pomme-de-terre - Pervenche						2	3			1									3	3			1			
Ortie - Houque laineuse - Vesce					2						1	3						2						1	3	
Chou - Vesce - Trèfle		3							1			2			2							1			3	
Trèfle - Vigne vierge - Géranium								3	2				2								0	0				3
Rumex - Vigne vierge - Houque laineuse			2								2		3			0								2		3
Laitue - Berce - Vesce	3						2					1		3						2					2	
Rumex - Pervenche - Géranium			2			3		2								0			3		2					
Pervenche - Trèfle - Pomme-de-terre						3			2	2									3			0	2			
Laitue - Vigne vierge - Pomme de terre	3									1			2	3									2			1
Chou - Pomme-de-terre - Houque laineuse		3								2	1				3								2	0		
Géranium - Pervenche - Pissenlit				3		2		2									3		1		2					
Rumex - Pomme-de-terre - Pissenlit			2	3						1						0	3						2			
Laitue - Berce - Pissenlit	3			0			2							3			2			[illegible]						
Géranium - Houque laineuse - Rumex			2					3			1					0					0			0		
Rumex - Pomme-de-terre - Trèfle			1						2	3						1						2	3			
Vigne vierge - Ortie - Pervenche					3	2							1					3	0							2
Pomme-de-terre - Vesce - Géranium								1		2		3									0		3		2	
Vigne vierge - Ortie - Pomme-de-terre					3					2			1					3					2			0
Rumex - Pervenche - Vigne vierge			2			3							1			0			3							2
(t) Somme des valeurs pour chacune des plantes	24	17	15	18	16	24	17	13	12	14	9	16	12	24	15	1	16	17	22	16	8	9	17	7	16	2
(c) Nb de combinaisons effectuées par plante	8	6	10	9	7	11	7	8	7	8	7	7	8	8	6	10	8	7	11	[illegible]	8	7	8	7	7	8

1 - Préférences alimentaires des escargots adultes.

Pour les résultats reportés dans le tableau III, le préférendum alimentaire a été calculé et reporté sur une échelle variant de 0 à 1 (Fig. 3).

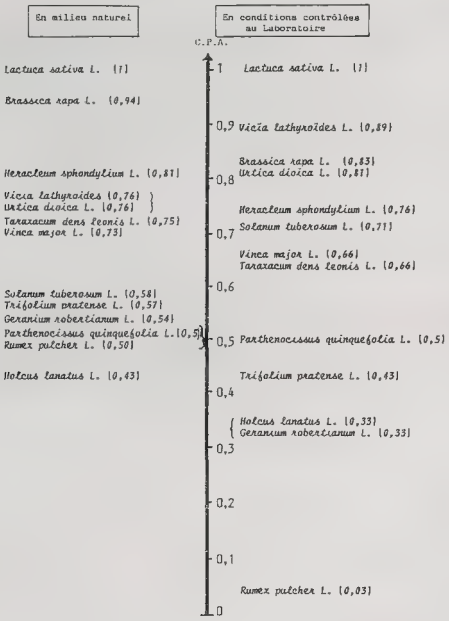


Fig. 3 - Coefficient de préférendum alimentaire d'*Helix aspersa* Müller, adulte, pour chacun des végétaux testés en milieu naturel et en conditions contrôlées au laboratoire.

Bien que les adultes soient capables de consommer toutes les espèces végétales présentées, et soient de ce fait polyphages, ils ont une préférence très nette pour certaines plantes (Laitue, Chou) alors que d'autres, comme par exemple le Rumex pulcher, sont délaissés très souvent.

Les échelles de préférences obtenues en conditions naturelles et en laboratoire sont globalement comparables.

2 - Préférences alimentaires des escargots juvéniles.

Comme pour les adultes, les deux classes de juvéniles montrent une préférence marquée pour la Laitue, le Chou et la Berce spondyle en conditions naturelles comme en laboratoire. (Fig. 4).

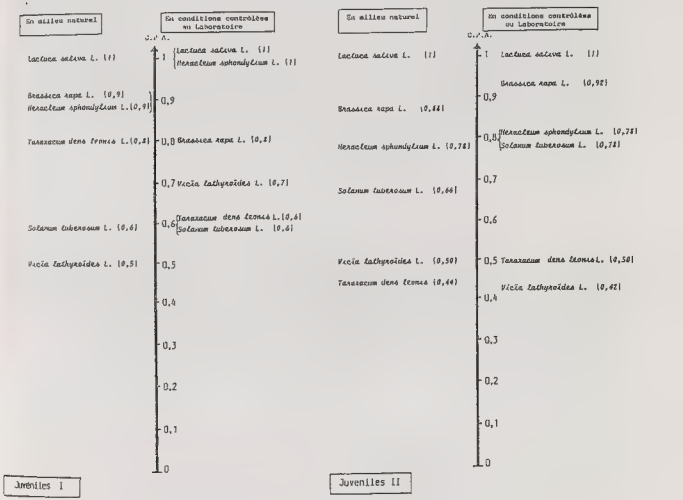


Fig. 4 - Coefficient de préférendum alimentaire d'*Helix aspersa* Müller (aux stades juvéniles I et II) pour chacun des végétaux testés en milieu naturel et en conditions contrôlées au laboratoire.

DISCUSSION - CONCLUSION.

La valeur des résultats obtenus à la suite d'expériences réalisées en laboratoire peut apparaître à priori comme sujette à caution en ce qui concerne l'étude du préférendum. En effet, le régime alimentaire observé dans la nature peut être lié à certains facteurs, difficilement recréables en laboratoire. Toutefois, cette étude fait apparaître une nette similitude entre les résultats obtenus en conditions contrôlées et en conditions naturelles. La réalisation des travaux en laboratoire offre alors de nombreux avantages ; ils permettent en particulier d'être plus précis dans les mesures de consommation alimentaire et facilitent l'observation de l'activité et du comportement nutritionnels d'*Helix aspersa* Müller.

Le fait d'avoir choisi de "quantifier" la consommation des végétaux à l'aide de valeurs arbitraires (de 0 à 3) nous limite dans les interprétations notamment lorsque la valeur du coefficient de préférendum alimentaire (C.P.A.) calculée pour deux végétaux, est proche. Le fait cependant d'avoir réalisé des choix triples, d'avoir multiplié ces combinaisons et de les avoir réalisées trois jours de suite nous permet d'avancer des résultats fiables.

Deux composantes distinctes du préférendum alimentaire peuvent être reconnues (NICOTRI, 1980).

- une, relative à la sélection d'un potentiel de végétaux susceptibles d'être consommés : c'est **l'attraction.**
- l'autre, concerne la taux d'ingestion de cet aliment : c'est la **comestibilité.**

Certains auteurs tels que GRIME et Coll. (1970) ou CATES et ORION (1975) qui ont étudié le préférendum alimentaire respectivement chez *Cepaea nemoralis* Linné et chez *Arion ater* Linné et *Ariolimax columbianus* Gould ont calculé à cet effet un index de "palabilité" :

$$\text{(I.P.} = \frac{\text{mm}^2 \text{ de matériel testé consommé)}}{\text{mm}^2 \text{ de matériel de référence consommé}}$$

Cet index prend en compte à notre avis, principalement la comestibilité. Aussi, avons-nous préféré calculer un coefficient de préférendum alimentaire. Celui-ci est un rapport donnant une valeur qui situe chaque végétal testé vis-à-vis des autres, tant en tenant compte à la fois du nombre de combinaisons effectuées faisant intervenir la plante considérée, que du nombre de végétaux mis en jeu pour chaque combinaison. MØLCAARD (1986) évalue la "palabilité" des plantes testées par une formule intégrant la consommation en fonction du temps. Ce dernier paramètre met en valeur l'attraction.

Bien que le nombre de végétaux utilisés lors de cette étude pour les stades Jeunes I et Jeunes II soit de 6 (au lieu de 13 chez les adultes), les résultats obtenus font apparaître une remarquable similit.de ce qui semble signifier que ce préférendum, émis par *Helix aspersa* Müller, est constant tout au moins à la même période de l'année pour des individus ayant atteint des stades de croissance différents.

Comme le soulignent WATSON et NORTON (1985) la comestibilité reflète à la fois la vitesse avec laquelle un aliment donné en tant que tel satisfait les besoins physiologiques de l'herbivore et la facilité avec laquelle celui-ci peut être avalé et ingéré. L'attraction comprend un nombre de facteurs additionnels, incluant la capacité de l'herbivore à détecter les odeurs des plantes et la caractéristique non nutritive des plantes qui déterminent la valeur du végétal.

Ainsi, les facteurs abiotiques comme l'humidité, la photopériode et la température, CHARRIER (1980) ; GALLOIS (1983) ; interviennent directement sur l'activité nutritionnelle *d'Helix aspersa*. Quant aux raisons conditionnant le choix, il s'agit vraisemblablement d'un ensemble de paramètres aux interrelations complexes. CROLL et CHASE (1977) ont mit en évidence l'aptitude d'*Achatina fulica* (Bowdich) à mémoriser un aliment à long terme. D'autres facteurs existent comme par exemple l'effet de végétation ; les interactions au sein d'une même population notamment par le biais des traces de mucus comme les travaux de DAN et BAILEY (1982) sur *Helix aspersa* l'ont démontrés ; les capacités que semble posséder cet escargot de percevoir une odeur attractive et de remonter ces effluves jusqu'à leur origine (FARKAS et SHOREY (1976) ; et enfin les stades physiologiques des individus et phénologiques des

plantes. Toutefois, le préférendum constaté n'implique peut-être pas qu'il corresponde à de "meilleures " nourritures pour la croissance et (ou) la reproduction, ni que les nourritures préférées soient ingérées en plus grande quantité. A cet égard, les travaux de CAREFOOT (1967) sur *Aplysia punctata* démontrent ce propos. Cet auteur rapporte en outre dans une passionnante analyse, après avoir testé huit espèces d'algues brunes, vertes et rouges, que l'efficacité de conversion de la nourriture absorbée, en tissus, est la meilleure pour les algues donnant la plus faible croissance.

Bien que ce présent travail se borne à étudier le préférendum, on peut voir immédiatement les applications qui peuvent en être tirées. Celles-ci sont cependant bridées par la complexité des problèmes liés à la nutrition et à l'élevage auxquels on risque de se trouver confrontés.

Il est à noter pour conclure que le préférendum alimentaire peut être le facteur résultant de l'action de substances attractives comme de substances répulsives. Ainsi GOUYON et Coll. (1983) ont mis en évidence le rôle joué par certaines substances chimiques, comme les Terpènes, influençant sensiblement la "palatabilité" des plantes.

BIBLIOGRAPHIE.

CAREFOOT, T.H., 1967. Growth and nutrition of Aplysia punctata. Journ. Mar. Biol., Ass.UK,47 565-589.

CATES, R.G. et ORIANS, G.H., 1975. Successional status and the palatability of plants to generaliged herbivores. Ecology, 56 :410-418.

CHARRIER, M. et DAGUZAN, J., 1978. Etude de la croissance de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). Haliotis, 9 :15-18.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller). Thèse de Doct. 3è cycle. Université de RENNES, 330 p.

CROLL, R.P. et CHASE, R., 1977. A long-term memory for food odors in the land snails Achatina fulica. Behav. Biol., 19, n°2 : 261-268.

DAN, N. et BAILEY, S.E.R., 1982. Growth, mortality and feeding rates of the snail Helix aspersa at different population densities in the laboratory and the depression of activity of helicid snails by other individualsn or their mucus. J. Moll. Stud., 48 :257-265.

FARKAS, S.R., et SHOREY, H.H., 1976. Anemotaxis and odourtrail foolowing by the rerrestrial snail, Helix aspersa Muller. Anim. Benav., 24 : 686-689.

GALLOIS, L., 1983. Recherche sur le régime alimentaire de l'escargot Petit-gris : Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). Mise au point de techniques d'études. D.E.A. d'Ecologie, Université de RENNES, 40 p.

GOUYON, P.H. FORT, P.H. et CARAUX, G., 1983. Selection of seedlings of Thymus vulgaris by grazing slugs. Journ. of Ecology, 71 : 299-306.

GRIME, J.P. et BLYTHE, G.M., 1969. An investigation of the relationships between snails and vegetation at the winnats pass. Journ. of Ecology, 57 :45-66.

GRIME, J.P., BLYTHE, G.M. et THORNTON, J.D., 1970. Food selection by the snail CEPAEA nemoralis L. In Animal populations in relation to their food ressources. Br. Ecol. Soc. Symp., 10 : 73-99.

JENNINGS, T.J., BARKHAMS, J.P., 1975. Food of slugs in mixed decidous woodland. Oikos (Danm.) 26, 2 : 211-221.

LUBCHENCO, J., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community : importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. Ann. Nat., 112 :23-39

MOENS, R. et Coll., 1965. Les radioisotopes en écologie animale : premières informations sur le comportement d'Agriolimax reticulatus Müller. Ghent, 30 : 1810-1823.

MØLGAARD, P., 1986. Food plant preferences by slugs and snails : a simple method to evaluate the relative palatability of the food plants. Biochem. Syst. Ecol., G.B.R., 14,n°1: 113-121.

NICOTRI, M.E., 1980. Factors involved in herbivore food preference. J. exp. Mar. Biol. Ecol., 42 : 13-26.

RHOADES, D.F. et CATES, R.G., 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Recent adv. Phytochem., 10 : 168-213.

WATSON, D.C. et NORTON, T.A., 1985. Dietary preferences of the common periwinkle, Littorina littorea L. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 88 : 193-211.

HALIOTIS, 19 (1989) : 87-94.

EVOLUTIONS PONDERALES DU CORPS ET DE L'APPAREIL GENITAL DE L'ESCARGOT PETIT-GRIS (*HELIX ASPERSA*, MULLER), JUVENILE, EN FONCTION DE LA PHOTOPERIODE.

par

Marie LE MARTELOT-LE GUHENNEC

Laboratoire de Zoologie Générale et d'Ecophysiologie, (L.A. INRA), Université de RENNES I Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : WEIGHT EVOLUTION OF BODY AND GENITAL TRACTUS IN THE JUVENILE BROWN GARDEN SNAIL (*HELIX ASPERSA*, MULLER), ACCORDING TO THE PHOTOPERIOD.

The growth of the body and the genital tractus of young *Helix aspersa* is recorded in experimental conditions with a white light and different photoperiods. There is an antagonism between these two functions. Thus, light is not necessary to assure a good body growth but seams indispensable to increase the weight of the genital tract. With the application of the results, the snail breeder will be able to choose the light parameters according to the part of his rearing : reproduction or fattening.

KEY-WORDS : Growth. Reproduction. Photoperiod. *Helix aspersa.*

RESUME : Les croissances pondérales du corps et de l'appareil génital de *Helix aspersa*, au stade juvénile, sont enregistrées en conditions expérimentales contrôlées, en lumière blanche et sous différentes photopériodes. Il existe un antagonisme entre ces deux fonctions physiologiques. Ainsi, la lumière n'est pas nécessaire pour obtenir une bonne croissance pondérale du corps mais semble indispensable à l'évolution normale du tractus génital. L'application de ces résultats à l'élevage de l'escargot ou héliciculture permettra à l'éleveur de choisir les paramètres en fonction du devenir des escargots (reproducteurs ou pour la consommation).

MOTS-CLES : Croissance. Reproduction. Photopériode. *Helix aspersa.*

INTRODUCTION.

De nombreux auteurs se sont intéressés à l'étude de l'influence des facteurs abiotiques, et notamment de la lumière, sur la biologie et la physiologie des Gastéropodes Pulmonés. Citons les travaux de LEWIS (1969), CELDERLOOS (1979), LORVELEC (1982) et BLANC et BUISSON (1983), relatifs à l'activité respectivement de *Arion ater* L., *Helix pomatia* L. et enfin *Helix aspersa* Müller.

La croissance des Gastéropodes semble être, en règle générale, très dépendante des conditions lumineuses, et plus particulièrement de la photopériode ; les réactions à la lumière étant variables selon les espèces. Chez les Mollusques d'eau douce, tels *Lymnaea stagnalis* L., différents auteurs s'accordent pour affirmer que longévité et croissance sont favorisées par des photopériodes à courtes photophases (BOLKEN et al., 1978 ; SEUGE et BLUZAT, 1982). Par contre, seules les longues photophases permettent un bon maintien de la croissance pondérale des escargots *Helix aspersa* Müller (COMOT et al., 1982).

Les études menées sur le tractus génital des jeunes *Helix aspersa* sont des recherches d'ordre microbiologique et ultrastructural permettant des approches organogénétiques et post-embryonnaires. Il semblerait ainsi que le tractus ait une origine double (ecto- et mésodermique) (GRIFFOND et BRIDE, 1985).

COMOT et al. (com. pers.) ont prêté intérêt à l'évolution pondérale de la glande hermaphrodite. Une corrélation existerait entre les valeurs de l'indice gonadique (poids de la

gonade / poids de l'animal entier) et le stade de maturité de l'ovotestis : les capacités reproductrices augmenteraient avec l'indice gonadique. En outre, *Helix aspersa* soumis à des inversions de la photopériode présente une réduction pondérale de tous ses organes génitaux, en liaison avec l'absence de spermatogénèse (BAILEY, 1983).

Ces travaux nous ont amené à voir s'il existe une relation entre l'état de maturation sexuelle et le poids relatif du tractus. Notre étude s'intéresse donc à l'influence de la photopériode, en lumière blanche, sur l'évolution pondérale de l'escargot et de son tractus génital.

MATERIEL ET METHODES.

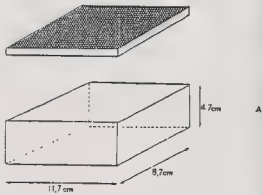
1. Matériel biologique.

Cette étude est réalisée sur un Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore : l'escargot Petit-gris, *Helix aspersa*, au stade juvénile I : (diamètre de l'ouverture de la coquille D < 22 mm selon CHARRIER, 1980). Ces escargots sont nés au laboratoire, au printemps, de "parents charentais", et sont placés dès leur naissance en conditions expérimentales contrôlées. De plus, afin de constituer des lots homogènes, et ainsi comparables, nous avons soin de placer dans les différentes enceintes d'élevage des nouveau-nés éclos le même jour ou au cours de la même semaine. Ainsi, les jeunes *Helix aspersa* appartiennent tous à la même cohorte.

2. Les enceintes d'élevage.

Chaque lot expérimental est constitué de 3 enceintes d'élevage plastifiées (102 cm^2, 478 cm^3) recouvertes d'un couvercle grillagé (Fig. 1). De plus, pour limiter les pertes en eau très importantes chez le jeune escargot (ROLLAIS, 1982), chaque enceinte est tapissée d'une mousse synthétique imbibée d'eau en permanence.

Une mangeoire dans l'aliment composé "Sanders" est distribué *ad libitum*, et un abreuvoir contenant une éponge en mousse, saturée en eau, permettent aux juvéniles de se nourrir et de s'abreuver. Les enceintes sont nettoyées une fois par semaine et la nourriture et l'eau sont alors renouvelées.



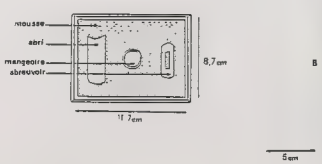


Fig. 1 - Enceinte d'élevage utilisées pour les jeunes juvéniles I, élevés en conditions expérimentales contrôlées.

3. Charge biotique et densité.

Dans chaque boite expérimentale, nous disposons la même charge biotique, soit 1,5 g d'escargots par enceinte au début de l'expérience, ce qui correspond à 147 g/m^2.

De plus, nous mettons entre 55 et 60 jeunes dans chaque boite, ce qui nous donne une densité variant de 5342 à 5882 individus / m^2. Ainsi, tous les lots s'avèrent comparables. Après 3 semaines d'expérience, la charge biotique est rééquilibrée et ramenée, pour tous les lots, à 12 g par enceinte, soit 1176 g/m^2 et ceci afin de minimiser les effets de masse.

4. Conditions d'élevage.

Les juvéniles sont placés en conditions expérimentales stables : une température de 20 ± 2°C et une hygrométrie de 80 ± 5 % Hr. Ces deux paramètres sont régulièrement vérifiés grâce à des thermohygromètres placés dans chaque salle d'élevage. Les lumières blanches sont obenues grâce à des tubes Néon, type "lumière du jour".

Quatre photopériodes sont choisies et sont contrôlées par des horloges électroniques. Sauf pour les lots subissant un éclairement ou une pénombre permanents, la phase lumineuse débute à 9 h T.U. Les mesures d'intensité sont effectuées grâce au luxmètre EBLX 3 d'Hartman et Braun. L'intensité est fixée à 60 lux pour les phases éclairées et à 1 lux pour les périodes obscures.

Tableau I

Différentes photopériodes utilisées en conditions expérimentales contrôlées.

Lots	Photopériode (P/S)
S	0h / 24h
S_1	8h / 16h
S_2	16h / 8h
S_3	24h / 0h

(P : photophase ; S : Scotophase)

5. Mesures effectuées.

Les jeunes escargots sont maintenus en conditions expérimentales pendant la phase de Nursery 1er âge (DAGUZAN, 1982) qui correspond à la période où la croissance est la plus rapide d'après CHARRIER (1980).

a) Mesures de la croissance pondérale.

Au cours de l'expérience, les escargots sont pesés individuellement toutes les semaines grâce à une balance électronique Mettler (precision 10^{-3} g). Des courbes de croissance rendent alors compte des gains de poids enregistrés. Cette courbe présente une interruption à 21 jours, du fait du changement de charge biotique. Le taux de croissance pondérale (r) préconisé par CREESE et UNDERWOOD (1976) est utilisé pour quantifier les divers phénomènes de croissance :

$$r = \frac{\log (P_2 / P_1)}{t}$$

P_1 : Poids initial (g)

P_2 . Poids final (g)

t : Temps (j)

Ce taux individuel permet de comparer la croissance des escargots des différents lots, indépendamment de la biomasse et du poids moyen initial des animaux. Nous tenons compte également du gain total de biomasse, et dans le cas où le poids moyen des juvéniles est identique au début de l'expérience, l'évolution du poids moyen individuel est envisagée. Le test t de Student permet alors, dans la mesure où la distribution est de type normal, de comparer les différences pondérales enregistrées.

b) Mesures de l'évolution génitale.

A la fin de l'expérience, 5 escargots sont prélevés au hasard dans chaque lot expérimental. La dissection de l'appareil génital des escargots s'effectue après avoir pesé les escargots Petits-gris avec et sans coquille. Le prélèvement de la coquille doit s'effectuer avec précaution, en évitant de toucher le pied de l'escargot afin de limiter les pertes hydriques intervenant alors sous forme de mucus. La mort des juvéniles est obtenue par immersion pendant plusieurs heures dans de l'eau ayant bouilli, donc privée d'oxygène. Cette méthode permet de récupérer les escargots avec le pied en extension, ce qui facilite les dissections. Après observation et séchage sur papier filtre, l'indice génital (i.g.) peut être défini :

$$\text{i.g. (\%)} = \frac{\text{poids frais de l'appareil génital (g)}}{\text{poids frais de l'escargot sans coquille (g)}}$$

RESULTATS.

1. Evolution de la croissance pondérale.

Les escargots juvéniles, placés dès leur naissance en lumière blanche, présentent des courbes de croissance très différentes selon la durée de la photophase (Fig.2).

Au cours des 3 premières semaines de la vie de l'escargot, les taux de croissance (r) enregistrés révèlent des différences significatives au niveau du poids moyen des juvéniles (Tabl. II).

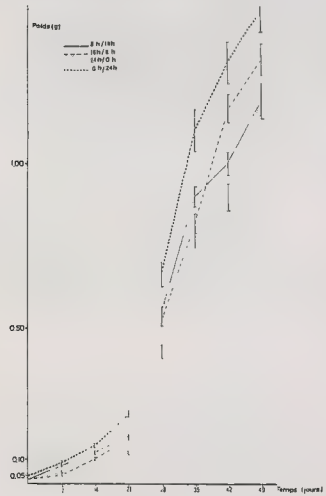


Fig. 2 - Courbes de croissance observées pour des escargots Petits-gris, juvéniles I, placés en conditions contrôlées sous différentes photopériodes en lumière blanche

Tableau II

Poids moyens, gains pondéraux et taux de croissance enregistrés pour des jeunes escargots (1 à 21 jours), placés sous différentes photopériodes, en lumière blanche (60 lux).

Photopériode P/S	Poids à 21 jours (g)	Gains pondéraux (g)	r
0h / 24h	0,24 ± 0,01 **	0,19	+ 324
8h / 16h	0,17 ± 0,01	0,13	+299
16h / 8h	0,16 ± 0,01	0,12	+ 287
24h / 0h	0,12 ± 0,01 **	0,08	+ 227

($\bar{x}$ ± Sm)

(** : P<0,01 ; test t de Student)

Ainsi il apparaît que dès l'âge de 1 à 21 jours, la croissance pondérale est fortement favorisée par une condition de pénombre permanente, alors qu'une lumière blanche continue (24 h / 0h) semble la freiner. Les escargots soumis aux deux conditions intermédiaires, à alternance photophase / scotophase présentent des résultats moyens et semblables.

Au cours des 3 semaines suivantes, la croissance des escargots se ralentit en condition de pénombre constante au profit des photopériodes à longues photophases. En effet, les gains pondéraux sont les plus élevés pour des données d'éclairement égales à 16 h et 24 h par nycthémère (Tabl. III). Il convient de noter cependant que les juvéniles placés en photopériode égale à 0h / 24h (obscurité permanente) conservent leur avantage de croissance et ceci de manière significative.

Tableau III

Poids moyens et gains pondéraux enregistrés pour des escargots âgés de 28 à 49 jours et placés sous différentes photopériodes en lumière blanche (60 lux).

Photopériode P/S	Poids à 28 jours (g)	Poids à 49 jours (g)	Gain pondéral (g)
0h / 24h	0,67 ± 0,05	1,47 ± 0,12 *	0,70
8h / 16h	0,55 ± 0,02	1,19 ± 0,09	0,64
16h / 8h	0,52 ± 0,03	1,32 ± 0,10	0,80
24h / 0h	0,42 ± 0,04	1,19 ± 0,10	0,75

($\bar{x}$ ± Sm)

(* : P<0,05 ; test t de Student)

2. Evolution de l'indice génital.

Les valeurs des indices génitaux enregistrées au cours de cette expérience sont variables et semblent dépendre fortement de la photopériode (Tabl. IV). En effet, il apparaît que la valeur de l'indice génital augmente avec la durée de la phase éclairée. Une lumière de longue photophase et plus particulièrement un éclairement continu semble nécessaire à

une bonne évolution pondérale du tractus génital des jeunes *Helix aspersa*.

Tableau IV

Indices génitaux (i.g.) des jeunes escargots âgés de 49 jours et placés sous différentes photopériodes en lumière blanche (60 lux).

Lots	Photopériode (P/S)	i.g. (%)
B	0h / 24h	0,37
B_1	8h / 16h	0,42
B_2	16h / 8h	0,78
B_3	24h / 0h	0,81

Nous pouvons penser d'une part, que l'indice génital enregistré pour des juvéniles I maintenus en conditions de pénombre permanente correspond à la capacité propre de l'escargot à développer de façon pondérale son tractus génital. D'autre part, l'hypothèse d'un seuil photopériodique peut être considérée. En effet, la grande différence existant entre les valeurs de l'indice génital enregistrées dans les lots B_1 et B_2 (8h/16h et 16h/8h) nous laisse penser qu'à partir d'une longue photophase, au plus, égale à 16h, la lumière agit en tant que stimulus de l'accroissement pondéral du tractus génital des jeunes. Dans ce cas, la période de photosensibilité de l'escargot correspondrait à la phase éclairée. En ce qui concerne les juvéniles placés en courte photophase et en pénombre permanente (lots B et B^1), la phase photosensible du jeune se manifesterait pendant une période d'obscurité et ne serait donc pas enregistrée.

CONCLUSION.

* La croissance pondérale des jeunes escargots âgés de 1 à 49 jours est très fortement stimulée par une condition de penombre permanente (0h / 24h). En outre, ce résultat est confirmé par des expériences de tentaculectomisations . les escargots privés de leurs tentacules oculaires ne présentent alors aucune différence de croissance pondérale par rapport à des juvéniles sains, placés dans les mêmes conditions. Il apparaît donc que la lumière n'est pas indispensable à une bonne croissance pondérale des juvéniles I.

Cependant, il se pourrait également que des récepteurs extraoculaires, situés dans le manteau, soient capables d'intervenir dans la perception lumineuse et de relayer les tentacules oculaires. Parmi les lumières blanches, il semble que seule une photopériode de longue photophase (16h/8h) permette une bonne évolution pondérale des jeunes *Helix aspersa*.

* La lumière est, par contre, indispensable pour assurer une bonne évolution pondérale de l'appareil génital des jeunes. En effet, l'évolution pondérale du tractus des juvéniles I est stimulée par une lumière blanche de longue photophase (16h / 8h) et surtout par une condition d'éclairement permanent (24h / 0h). Les notions de seuil photopériodique et de photosensibilité peuvent être considérées : les récepteurs oculaires ou extraoculaires pouvant alors jouer un double rôle sensoriel et endocrine.

D'après le synchronisme observé par LE BRETON (1971) et la relation existant entre le cycle morphologique du tractus et le cycle sexuel de l'escargot (LE GUHENNEC, 1986), nous pouvons penser qu'il existe une relation très étroite entre l'état de maturation sexuelle de la gonade et l'évolution pondérale du tractus génital. Dans ce cas, la lumière continue stimulerait la maturation sexuelle des jeunes escargots.

* Il faut noter, à l'issu de ces expériences, l'existence d'un partage de l'énergie disponible entre la croissance pondérale et l'évolution du tractus génital des jeunes escargots. Il semble donc exister un antagonisme entre ces deux fonctions physiologiques : croissance et évolution génitale.

Ceci semble confirmer l'hypothèse de GERAERTS (1976) et TARDY (1982) qui notent que du fait de la régulation de ces deux fonctions par les mêmes centres endocrines et du fait du potentiel énergétique qui est limité pour chaque animal, les phénomènes de la reproduction se trouvent alors stimulés au détriment de la croissance et inversement.

* D'un point de vue appliqué, l'intérêt de cette recherche est immédiat. En effet, ces expériences ont des répercussions directes pour l'héliciculture. Du fait notamment du partage de l'énergie, il conviendra à l'héliciculteur de choisir les paramètres lumineux en fonction du devenir des escargots. Ainsi, à la naissance des jeunes, deux possibilités s'offrent à l'éleveur pour assurer la phase "Nursery" :

- Un éclairage permanent de couleur blanche, favorisant l'accroissement pondérale du tractus génital, et ainsi stimulant l'obtention de reproducteurs.

- Une condition de pénombre constante permettant alors une bonne croissance pondérale au détriment de l'indice génital. Cette seconde condition d'élevage induirait alors la production d'escargots de poids plus important, destinés à l'engraissement et à la vente.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BAILEY, S.E.R., 1983. The photoperiodic control and reproduction in the land snail *Helix aspersa* Müller. J. Moll. Stud. Suppl., 12 A : 2-5.

BLANC, A. et BUISSON, B., 1983. Sur les structures photoréceptrices liées à l'entraînement activités circadiennes de l'escargot de Bourgogne (*Helix pomatia*). Bull. Soc. Zool., France, 108, n°1 : 21-25.

BLANC, A., BUISSON, B. 1983. Sur la composante endogène de la locomotion circadienne de l'escargot de Bourgogne (*Helix pomatia*). C. R. Biol., 177 : 190-196.

BOLKEN, S., ANASTACIO, S., LOENHOUT VAN, K., POPELIER, C., 1978. The influence of day length on body growth and female reproductive activity in the pond snail *Lymnaea stagnalis*. General and comparative Endocrinology, 34 : 109.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller). Doct. 3ème cycle, Université de RENNES I.

DAGUZAN, J., 1982. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris. II. Evolution de la population juvénile de l'éclosion à l'âge de 12 semaines en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées. Ann. Zootechn., 31, 2 : 87-110.

GELDERLOOS, O.G., 1979. Locomotor activity patterns of the roman garden snails *Helix pomatia* in light and dark conditions. Am. Mid. Nat., 101, 1 : 218-222.

GERAERTS, W.P.M., 1976. The role of the lateral lobes in the control of growth and reproduction in the hermaphrodite freshwater snail *Lymnaea stagnalis*. Cen. Comp. Endocrinol., 29 : 97-108.

GOMOT, L., ENEE, J., LAURENT, J., 1982. Influence de la photopériode sur la croissance pondérale de l'escargot Petit-gris, *Helix aspersa* Müller, en milieu contrôlé. C. R. Acad. Sci., Paris, 294, sér. III : 749.

GRIFFOND, B., BRIDE, J., 1985. Investigation of the embryonic development of the genital apparatus in *Helix aspersa* : evidence for the involvement od two cell types in gonadal development. Reprod. Nutr. Develop., 25 (1 A) : 141-152.

LE BRETON, J., 1971. Nature endocrine des substances responsables de l'organogenèse et du cycle des tractus génitaux chez les gonochoriques et les hermaphrodites. Haliotis, I, 2 : 215.

LE GUHENNEC, M., 1986. Etude de l'influence de la lumière sur la croissance et la reproduction de l'escargot Petit-gris. Doct. de l'Université de RENNES I, 309 p.

LEWIS, R.D., 1963. Studies on the locomotor activity on the slug *Arion ater* (L.). I. Humidity temperature and light reactions. Malacologia, 7 : 295-306.

LORVELEC, O., 1982. Contribution à l'étude de l'activité et de l'hibernation naturelle ou artificielle chez l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller). D.E.A., Université de RENNES I, 40 p.

ROLLAIS, D., 1982. Contribution à l'étude des variations de la teneur hydrique et de la consommation en eau chez *Helix aspersa* Müller. D.E.A., Université de RENNES I, 40 p.

SEUGE, J., BLJZAT, R., 1982. Effets des conditions d'éclairement sur la croissance de *Lymnaea stagnalis* (Gastéropode Pulmoné). Malacologia, 23, 1.

TARDY, J., 1982. Facteurs sur la croissance chez les Mollusques Castéropodes euthyneures. Haliotis, 12 : 91-110.

HALIOTIS, 19 (1989) : 95-104.

INFLUENCE DE LA TEMPERATURE D'INCUBATION ET DU POIDS DES OEUFS SUR LA DUREE DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET LE POIDS DES NOUVEAU-NES DE L'ESCARGOT PETIT-GRIS, *HELIX ASPERSA* MULLER (GASTEROPODE PULMONE STYLOMMATOPHORE).

par

Dominique LE CALVE et Jacques DAGUZAN.
Laboratoire de Zoologie générale et Ecophysiologie (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu
Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : INFLUENCE OF INCUBATION TEMPERATURE AND WEIGHT OF EGGS ON THE EMBRYONIC DEVELOPMENT AND WEIGHT OF NEW BORNS OF THE BROWN SNAIL *HELIX ASPERSA* MULLER. (GASTROPODA, PULMONATA, STYLOMMATOPHORA).

The incubation and hatching duration are negatively correlate with temperature. The hatching rate is constant with the age of the snails and the weight of the eggs. The weight of the new-borns is positively correlate with the weight of the eggs but is independant of the age of the snails and of the incubation temperature.

RESUME :

Les durées d'incubation et d'éclosion sont corrélées négativement à la température. Le taux d'éclosion est constant quelque soit l'âge des individus et le poids des oeufs. Le poids des nouveau-nés est corrélé positivement au poids des oeufs mais est indépendant de l'âge des reproducteurs et de la température d'incubation.

MOTS-CLES : *Helix aspersa* Müller, oeufs, incubation, nouveau-nés.

KEY-WORDS : *Helix aspersa* Müller, eggs, incubation, new-borns.

INTRODUCTION.

La connaissance de la Biologie du Mollusque Gastéropode *Helix aspersa* Müller, en conditions climatiques contrôlées, est devenue depuis quelques années d'autant plus importante que de nombreuses personnes sont prêtes à entreprendre son élevage ou héliciculture. Des travaux importants concernant l'endocrinologie et l'écophysiologie de la reproduction de ce Mollusque ont été réalisés (GRUYARD, 1971 ; GOMOT, 1973 , CHARRIER, 1980 ; DAGUZAN, 1980 et LE GUHENNEC, 1985). Cependant, la phase de l'incubation et son influence sur le nouveau-né, puis sur le juvénile, n'a pas été abordée. Nous nous proposons donc d'étudier les rapports qui peuvent exister entre la température d'incubation, le poids des oeufs et celui des nouveau-nés.

MATERIEL ET METHODES.

1. Le matériel biologique.

Des escargots adultes et "bordés" sont ramassés durant leur hibernation en avril 1986 dans le département des Charentes-maritimes. Leur âge est inconnu, mais le moment où ils sont prélevés correspond à la reprise de la période de la ponte qui s'étale, dans la nature,

de mai à août-septembre (BACNARD et BONDOIS, 1976). Après une première période de 10 semaines de reproduction au laboratoire (densité : 50 à 56 individus/m^2 de surface de collage ; température : 20°C ; photopériode : 18 h de photophase/6 h de scotophase ; humidité relative : 80 % Hr.), ces individus subissent une hibernation artificielle de 5 mois (température : 5°C ; obscurité). Puis après avoir été réveillés, ils se reproduisent une seconde fois au début de l'année 1987 (ils ont alors 1 an de plus) aux mêmes conditions abiotiques définies précédemment. Des pots de terre de type "pépiniériste" (H : 7 cm ; diamètre : 8 cm) permettent de recueillir les pontes qui sont constituées de 42 à 146 oeufs ($\bar{m}$ = 79,7 ± 2,9) au cours de la première période de reproduction et de 44 à 137 ($\bar{m}$ = 103,1 ± 3,5) au cours de la seconde.

Ces oeufs sont ensuite retirés de la terre et répartis en lots expérimentaux de 50 oeufs issus d'une même ponte (seules sont retenues les pontes contenant au minimum 50 oeufs). Ils sont alors pesés individuellement avec une balance électronique METTLER PL 2000 (précision 10^{-3}) et les lots sont classés en fonction du poids moyen des oeufs (tableau I) et répartis aux quatre températures utilisées.

Tableau I

Nombre de lots expérimentaux de 50 oeufs constitués à chacune des deux périodes de reproduction en fonction des températures utilisées.

	1ère période de reproduction (1986)		2ème période de reproduction (1987)	
Température	< 30 Mg	⩾ 30 Mg	< 30 Mg	⩾ 30 Mg
10°C	0	6	2	3
15°C	0	6	1	4
20°C	1	7	3	3
25°C	2	7	1	4

Les lots constitués conservent l'hétérogénéité que l'on rencontre dans une ponte. Le coefficient de variation du poids des oeufs d'un lot varie entre 4,3 et 17,2 %. (C.V. moyen = 8,3 ± 5,1%) au cours de la première période de reproduction et entre 6,1 et 22,5% (C.V. moyen : 9,8 ± 6,5 %) au cours de la 2ème période. L'analyse de variance non paramétrique de Kruskall et Wallis ne décèle pas de différence significative au risque de 5 % entre les deux périodes (χ^2_1 = 1,879). Par contre, si on tient compte du poids moyen des oeufs, on constate que l'hétérogénéité est plus importante dans le lot constitué des oeufs les plus légers (< 30 mg) (C.V. moyen = 11,9 ± 10,2 %) par rapport aux plus lourds (⩾30 mg) (C.V = 8,2 ± 4,3 %) ($P < 0,05, \chi^2_1$ = 4,893).

Cependant, le poids moyen des oeufs des lots répartis aux différentes températures ne varie pas significativement (au risque de 5 %) pour chacune des deux années d'étude (χ^2_3 = 1,181, 1ère période de reproduction ; χ^2_3 = 3,328 2ème période de reproduction) mais entre ces deux années, il existe une diminution du poids moyen des oeufs qui passe de

36,1 ± 0,7 mg en 1986 à 30,5 mg en 1987 (la différence est hautement significative, $P < 0,001$; $\chi^2_1 = 15,04$).

2. L'incubation.

L'incubation se déroule sur des coupelles de verre réparties dans des boites de plexiglass transparent hermétiquement fermées. Un faux plancher disposé à mi-hauteur supporte les coupelles et l'eau présente au fond de la boite assure une atmosphère saturée d'humidité (Fig. 1).

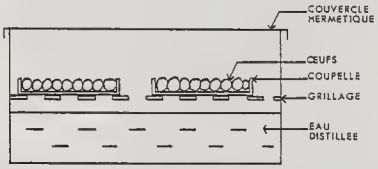


Fig. 1 - Enceinte d'incubation utilisée.

Les enceintes sont réparties dans des pièces climatisées aux quatre températures expérimentées : 10, 15, 20 et 25°C (des températures inférieure (5°C) et supérieure (30°C) n'ont pas permis d'obtenir des éclosions). Les nouveau-nés sont recueillis dès qu'ils ont quitté l'enveloppe protectrice de l'oeuf et sont immédiatement pesés individuellement. La résorption pérorale de l'albumine de l'oeuf continuant jusqu'à l'éclosion chez les Gastéropodes Pulmonés (FIORONI, 1982), le poids du nouveau-né augmente en effet très rapidement après la naissance, surtout à 25°C.

RESULTATS.

Trois critères sont retenus lors de cette étude de l'influence du poids des oeufs et de la température sur l'éclosion des nouveau-nés : la durée d'incubation, le taux d'éclosion et la perte de poids des nouveau-nés par rapport au poids des oeufs.

1. La durée d'incubation.

La durée d'incubation correspond au temps qui s'écoule entre la ponte et l'éclosion des premiers oeufs du lot considéré. On observe une différence très significative ($P < 0,01$) entre les résultats obtenus aux températures utilisées ($\chi^2_3 = 45,823$, test K de Kruskall et Wallis) ; la durée la plus faible est observée à la plus forte température testée qui soit suivie d'une éclosion (tableau II).

Tableau II

Durée d'incubation (en jours) des oeufs de *Helix aspersa* Müller, en fonction de la période de reproduction et de la température.

Pds moyens des oeufs / Température	1ère période de reproduction (1986)		2ème période de reproduction (1987)	
	< 30 Mg	> 30 Mg	< 30 Mg	> 30 Mg
10°C	-	38,5 ± 2,2	39,0 ± 1,4	41,1 ± 1,1
15°C	-	21,7 ± 0,5	21,0	20,0 ± 0,0
20°C	11,0	12,8 ± 0,5	11,7 ± 0,4	11,7 ± 0,4
25°C	9,0 ± 0	8,7 ± 0,2	9,0	8,75 ± 0,3

($\bar{m}$ ± Sm)

Cependant, pour chaque température, il n'y a pas de différence significative, au risque de 5 %, entre les résultats obtenus respectivement aux températures de 10, 15, 20 et 25°C, d'une part entre les deux périodes de reproduction (χ^2_1 = 0,122 ; χ^2_1 =5,713 ; χ^2_1 = 2,4 et χ^2_1 = 0,129) et d'autre part entre les deux classes de poids des oeufs utilisés (χ^2_1 = 0,720 ; χ^2_1 = 0,009 ; χ^2_1 = 2,483 et χ^2_1 = 0,774, analyse de variance non paramétrique de Kruskall et Wallis).(Seuls les résultats obtenus pour les oeufs mis à 15°C diffèrent (P < 0,02) entre les deux périodes de reproduction).

L'hétérogénéité des résultats des différents lots et difficile à interpréter puisqu'elle est faible aux températures de 25 et 15°C (coefficient de variation : 4,8 et 5,2 %) et plus forte à 20° et 10°C (C.V. : 9,5 et 9,2 %).

La durée d'incubation décrite donne les résultats des éclosions les plus précoces. Cependant, nous constatons qu'il s'y ajoute une durée d'éclosion correspondant à la durée qui s'écoule entre le début et la fin de l'éclosion d'une ponte donnée. La différence entre les résultats obenus aux différentes températures est très significative (P < 0,001 ; χ^2 = 33,453) et la durée la plus faible est obtenue à la plus forte température (Tableau III).

Tableau III

Durée d'éclosion (en jours) des oeufs de *Helix aspersa* Müller, en fonction de la période de reproduction et de la température.

Pds moyens des oeufs / Température	1ère période de reproduction (1986)		2ème période de reproduction (1987)	
	< 30 Mg	> 30 Mg	< 30 Mg	> 30 Mg
10°C	-	5,5 ± 1,3	2,0 ± 0	4,3 ± 1,1
15°C	-	2,0 ± 0,6	1,0	1,7 ± 0,3
20°C	1,0	1,3 ± 0,3	1,3 ± 0,4	1,7 ± 0,4
25°C	0,5 ± 0,7	0,4 ± 0,2	0	0,5 ± 0,3

($\bar{m}$ ± Sm)

De même que pour la durée d'incubation, on ne constate pas de différence significative, au risque de 5 %, entre les résultats obtenus à chaque température (10,15,20 et 25°C) d'une part entre les deux périodes de reproduction (χ^2_1 = 1,808 ; χ^2_1 = 0,804 ; χ^2_1 = 0,938 et χ^2_1 = 0,016) et d'autre part entre les deux classes de poids des oeufs utilisés (χ^2_1 = 4,5 χ^2_1 = 2,636 ; χ^2_1 = 0,049 et χ^2_1 = 0,109) (seuls les résultats obtenus pour les oeufs mis à 10°C diffèrent ($P < 0,05$) pour les deux classes de poids des oeufs).

Une relation linéaire a déjà été établie entre les durées d'incubation et d'éclosion et la température (LE CALVE, 1987). Le calcul effectué ici en fonction de l'âge des escargots et de la taille des oeufs donne toujours des coefficients de corrélation très significatifs (Tableau IV).

Tableau IV

Droites de régression de la durée d'incubation (I) et d'éclosion (E) en fonction de la température en °C (T).

		Log (durée d'incubation)	Log (durée d'éclosion)
Age des Escargots	1ère période de reproduction	Log I = -0,042 T° + 0,97 r = -0,986 ***	Log E_1 = -0,071 T° + 1,4 r = -0,978 ***
	2ème période de reproduction	Log I_2 = -0,045 T° + 2,01 r = -0,982 ***	Log E_2 = -0,058 T° + 1,06 r = -0,985 ***
Poids moyen des oeufs	30 Mg	Log I_1 = -0,045 T° + 2,0 r = -0,941 ***	Log E_1 = -0,047 T° + 0,95 r = -0,856 ***
	30 Mg	Log I_4 = -0,058 T° + 1,06 r = -0,836 **	Log E_4 = -0,068 T° + 1,34 r = -0,927 ***

(** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$)

La température explique donc une grande partie (entre 70 et 97 %) des variations des durées d'incubation et d'éclosion observées. Le fait d'augmenter la température de 1°C fait diminuer la durée d'incubation de 2,0 à 2,1 jours (1ère et 2ème période de reproduction) et de 2 à 2,05 jours (oeufs < 30 mg et ⩾30 mg).

La diminution de la durée d'éclosion est beaucoup plus variable. Elle est plus importante chez les escargots en 1ère période de reproduction (0,34 jours/°C) par rapport à la 2ème (0,2 jours/°C) mais cela semble être dû au fait que les oeufs pondus en 2ème période de reproduction sont plus petits. En effet, la durée d'éclosion diminue presque trois fois plus vite chez les gros oeufs par rapport aux petits (0,31 contre 0,11 jours/°C mais la différence entre les durées moyennes d'éclosion entre 10 et 25°C est plus élevée avec les gros oeufs (4,7 jours) par rapport aux plus petits (1,7 jours).

2. Taux d'éclosion.

Il correspond au nombre de jeunes éclos par rapport au nombre d'oeufs mis en incubation Le taux d'éclosion varie de 82 à 97 % (Tableau V) et on ne décèle pas de différence significative au risque de 5 % (χ^2_3 = 6,583) entre les taux obtenus aux différentes températures.

De plus, pour chaque température (10,15,20 et 25°C), les taux ne varient pas significativement au risque de 5 % entre les deux classes d'âge (χ^2_1 = 1,624 ; χ^2_1 = 0,3 ; χ^2_1 = 0,196 et χ^2_1 = 0,149) et entre les deux classes de poids des oeufs (sauf à 10°C où

où la différence est significative ($P < 0,02$; $\chi^2_1 = 3,946$) ($\chi^2_1 = 2,727$; $\chi^2_1 = 0,32$; $\chi^2_1 = 0,603$).

Tableau V

Taux d'éclosion (%) des oeufs de *Helix aspersa* Muller en fonction de la période de reproduction et de la température d'incubation.

	1ère période de reproduction (1986)		2ème période de reproduction (1987)	
Pds moyen des oeufs / Température	< 30 Mg	> 30 Mg	< 30 Mg	> 30 Mg
10°C	-	95,3 ± 85,6	90,0 ± 21,2	94,7 ± 12,9
15°C	-	96,7 ± 7,3	88,0	97,0 ± 8,5
20°C	92,0	90,8 ± 10,0	92,0 ± 15,7	82,0 ± 22,2
25°C	90,0 ± 21,2	91,8 ± 10,4	82,0	91,0 ± 14,3

($\bar{m} \pm Sq$)

3. Relation entre le poids des nouveau-nés et celui des oeufs.

A L'éclosion, le nouveau-né n'a souvent pas entièrement utilisé le contenu de l'oeuf et ce qui reste de la coquille. Ces résidus sont alors abandonnés sur le lieu de l'éclosion par le nouveau-né qui ne représente plus, en moyenne que 60 à 80 % du poids de l'oeuf (Tableau VI).

Tableau VI

Poids des nouveau-nés (en % du poids des oeufs) de *Helix aspersa* Müller, en fonction de la période de reproduction et de la température d'incubation.

	1ère période de reproduction (1986)		2ème période de reproduction (1987)	
Pds moyen des oeufs / Température	< 30 Mg	> 30 Mg	< 30 Mg	> 30 Mg
10°C	-	67,1 ± 19,2	75,9 ± 30,4	66,0 ± 27,3
15°C	-	65,6 ± 19,4	79,9	68,01 ± 23,3
20°C	69,0	68,7 ± 17,5	78,1 ± 23,9	77,6 ± 28,1
25°C	63,0 ± 34,1	59,6 ± 18,5	74,8	71,8 ± 22,5

($\bar{m} \pm Sq$)

La comparaison générale des pourcentages ne montre pas de différence significative (au risque de 5 % ; $\chi^2_3 = 6,063$) entre les différentes températures d'incubation. Par contre, l'âge du reproducteur semble avoir une influence : la perte de poids entre l'oeuf et le nouveau-né est inférieure au cours de la seconde période de reproduction (entre 22 et 30 %) par rapport à la première (entre 31 et 40 %) mais les différences observées sont significatives ($P < 0,05$) aux seules températures de 20 et 25°C ($\chi^2_1 = 4,781$ et $\chi^2_1 = 4,777$) et

ne le sont pas au risque de 5 % à 10 et 15°C (χ^2_1 = 0,527 et χ^2_1 = 2,085). La taille de l'oeuf ne semble pas intervenir ici puisque les différences constatées entre les deux classes de poids des oeufs ne sont pas significatives au risque de 5 % à 20 et à 25°C (χ^2_1 = 0,72 et χ^2_1 = 0,303). Cependant le poids des nouveau-nés ne présente pas de différence significative au risque de 5 %, entre la 1ère période de reproduction, ($\bar{m}$ = 23,7 ± 0,7 mg) et la 2ème ($\bar{m}$ = 23,3 ± 0,7 mg)(χ^2_1 = 0,205). Les poids des oeufs et des nouveau-nés sont liés par une relation en linéaire (Fig. 2), les coefficients de corrélation sont très significatifs (P< 0,001) la première année de reproduction (r = 0,784) comme la seconde (r = 0,777) mais le poids des oeufs n'explique que 61,5 et 60,4 % de variations du poids des nouveau-nés observées.

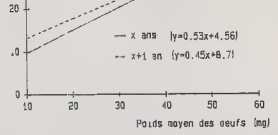


Fig. 2 - Droites de régression linéaire du poids des nouveau-nés de *Helix aspersa* Müller, en fonction du poids des oeufs pondus aux deux périodes de reproduction étudiées.

Une augmentation du poids des oeufs de 5 mg entraîne donc une majoration du poids des nouveau-nés de 2,6 mg (1ère période de reproduction) et de 2,3 mg (2ème période de reproduction). De plus, le poids des nouveau-nés n'est pas lié au taux de natalité : le coefficient de corrélation (r = 0,075) n'est pas significatif au risque de 5 %.

DISCUSSION.

La durée d'incubation de l'oeuf de l'escargot Petit-gris est fortement liée à la température. L'âge des reproducteurs et la taille des oeufs ne semblent pas influencer les resultats qui sont multipliés par 4,5 entre 25 et 10°C et la durée d'éclosion augmente dans une plus grande mesure (facteur multiplicatif de 11,3) entre ces deux températures. La température est donc un facteur déterminant de la vitesse du métabolisme et de la croissance embryonnaire. L'existence de cette relation a également été observée chez d'autres Gastéropodes Pulmonés aussi bien terrestres (*Agriolimax reticulatus*:CARRICK, 1939, 1942 ; JUDGE, 1972) que dulcicoles (*Lymnaea peregra* Müller. AL HABIB et CRAINGER, 1981). Cependant, *Helix aspersa* Müller ne serait pas un véritable poïkilotherme(HOGBEN et KIRK, 1944b) dans la mesure où il pourrait maintenir une température interne inférieure à celle de l'environnement par une évaporation continuelle d'eau à la surface corporelle. Un phénomène similaire pourrait exister chez l'oeuf où nous avons observé, en cours d'incubation à 25°C, une perte régulière du poids d'un lot de 50 oeufs ($\bar{m}$ = 36,0 mg) équivalente, à l'éclosion, à 15 % du poids initial (LE CALVE, 1985). La température réelle d'incubation serait alors, dans l'hypothèse d'une perte d'eau, inférieure à la température expérimentale.

Le fait que les durées d'incubation et d'éclosion ne soient pas liées au poids des oeufs implique que la quantité de matières albumineuses mises à la disposition de l'embryon par l'adulte n'est pas impliquée dans ce processus. On peut donc penser que la différence de croissance embryonnaire observée soit due à une variabilité de la vitalité intrinsèque des nouveau-nés comme chez *Agriolimax reticulatus* (CARRICK, 1939). Cette variabilité se répercuterait sur l'utilisation des matières albumineuses qui assurent le développement intracapsulaire et complet des Pulmonés pauvres en vitellus. Le diamètre de l'oeuf entier montre la richesse en albumines qui se trouvent dans un vaste espace périvitellin entre l'ovocyte et les enveloppes de l'oeuf (FIORONI, 1982).

Contrairement à la durée d'incubation, les taux importants d'éclosion (de 82 à 97 %) sont indépendants de la température d'incubation, phénomène que nous retrouvons partiellement chez *Lymnaea peregra* Müller (AL HABIB et GRAINGER, 1981) où seule la température de 30°C fait chuter le taux d'éclosion à 45 % et chez le Céphalopode *Loligo pealei* (Mc MAHON et SUMMERS, 1971). Cependant, on ne retrouve pas, en général, ce phénomène chez les Gastéropodes Pulmonés puisque les oeufs de *Cepaea nemoralis* (WOLDA et KREULEN, 1973), *Agriolimax reticulatus* (JUDGE, 1972) et *Agriolimax agrestis* (CARDOT, 1924) sont très sensibles aux faibles températures, le taux de natalité étant alors en relation avec la température d'incubation et pouvant refléter des conditions physiologiques ou écologiques différentes. De plus, ni l'âge de l'escargot, ni la taille de l'oeuf ne semblent pouvoir faire évoluer ce taux qui apparaît comme une caractéristique de l'espèce.

La température d'incubation n'influence également pas le poids du nouveau-né de même que l'âge des reproducteurs (le juvénile pèse en moyenne entre 23,3 et 23,7 mg à la naissance) Par contre, l'âge des reproducteurs influence la perte de poids du nouveau-né par rapport à l'oeuf. Le juvénile représente environ 66 % du poids de l'oeuf au cours de la 1ère période de reproduction contre 75 % en cours de la 2ème. Cependant, la différence n'est significative qu'aux fortes températures (20 et 25°C) et la taille de l'oeuf ne semble pas intervenir bien que ceux-ci soient plus lourds à la première période de reproduction. On peut donc se demander s'il existe une quantité minimale d'albumine nécessaire au développement de l'oeuf (il y aurait alors un surplus chez les oeufs lourds) ou si la perte de poids des oeufs constatée au cours de l'incubation varie en fonction du poids de l'oeuf. L'hypothèse d'une perte d'eau est ici plausible puisque la coque de l'oeuf est utilisée au cours de l'embryogénèse pour la formation de la coquille embryonnaire (TOMPA et WILBUR, 1977) et les embryons âgés ne sont alors plus protégés que par une fine couche de matières organiques.

Cependant, il existe une corrélation positive entre le poids des nouveau-nés et le poids des oeufs, ce qui tendrait à infirmer l'hypothèse d'une quantité minimale d'albumine nécessaire au développement embryonnaire.

CONCLUSION.

Il existe donc plusieurs facteurs qui influencent la période embryonnaire de *Helix aspersa* Müller :

* Le poids des oeufs est inférieur au cours d'une deuxième période de reproduction observée pour des escargots d'âge inconnu ;
* Les durées d'incubation et d'éclosion sont corrélées négativement à la température ,

* Le taux d'éclosion semble être une constance de l'espèce ;
* Le poids des nouveau-nés est corrélé positivement au poids des oeufs mais semble indépendant de l'âge des individus, de la température et du taux d'éclosion.

Il serait maintenant intéressant de pouvoir évoluer précisément l'impact de la température sur la physiologie de l'embryon tout en cherchant quels pourraient être les critères biotiques et abiotiques pouvant influencer la taille des oeufs afin de mieux connaître la biologie de cette espèce durant la courte période s'étendant entre la ponte du reproducteur et l'émergence du nouveau-né.

BIBLIOGRAPHIE.

AL HABIB, O.A.M., GRAINGER, J.N.R., 1981. The effect of changing temperature on development of the eggs of Lymnaea peregra (Müller). J. Herm. Biol., 6, n°1 : 35-36.

BAGNARD, M., BONDOIS, J.L., 1976. L'escargot, son réseau industriel et commercial, sa biologie et son écologie, son élevage. Mém. fin d'études de l'I.S.A.R.A., ITAVI.

CARDOT, H., 1924. Observations physiologiques sur les embryons des Gastéropodes Pulmonés. J. Phys. Path. Gen., 22 : 575-586.

CARRICK, R., 1939. The life history and development of Agriolimax agrestis L., the grey field slug. Trans. R. Soc. Edinburgh, 59 : 563-597.

CARRICK, R., 1942. The grey field slug, Agriolimax agrestis L., and its environment. Ann. Applied Biol., 29 : 43-55.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'escargot Petit-gris Helix aspersa (Müller) (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse de Doct. 3ème cycle, Université de RENNES, 320 p.

DAGUZAN, J., 1980. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) : reproduction et éclosion des jeunes en bâtiment chauffé et contrôlé. Doc. Techn. ITAVI.

FIORONI, P., 1982. La résorption périphérique des albumines au cours de l'ontogénèse des Gastéropodes Pulmonés. Bull. Soc. Zool. Fr., 107, n°1 : 87-100.

GOMOT, L., 1973. Etude du fonctionnement de l'appareil génital de l'escargot Helix aspersa par la méthode de culture d'organe. Arch. Anat.Hist.Embr. norm. et exp., 56 : 131-160.

GUYARD,, A., 1971. Etude de la différenciation de l'ovotestis et des facteurs contrôlant l'orientation sexuelle des génocytes de l'escargot Helix aspersa. Thèse Doct. Sci. nat., Université Besançon, CNRS, 59.

HOGBEN, L. et KIRK, R.L., 1944b. Studies on temperature regulation. I. The Pulmonata and Oligochaeta; proc. Roy? Soc., B1, 32 : 239-252.

JUDGE, F.D., 1972. Aspects of the biology of the Grey Garden Slug (Deroceras reticulatum Müller). Search Agricult. (Entomol.) Geneva, 2, n°19 : 118.

LE CALVE, D., 1985. Contribution à l'écophysiologie de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller : l'oeuf, l'incubation, le nouveau-né. D.E.S. Sc. Agron., Université de RENNES.

LE CALVE, D., 1987. Contribution à l'étude de l'incubation et de son influence sur la croissance des juvéniles chez Helix aspersa Muller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Haliotis, 16 : 21-30.

LE GUHENNEC, M., 1985. Etude de l'influence de la lumière sur la croissance et la reproduction de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse de Doct., (nouveau régime) Université de RENNES.

MC MAHON, J.J., SUMMERS, W.C., 1971. Temperature effects on the developmental rate of squid (Loligo pealei) embryos. Biol. Bull., 141 : 561-567.

SCHWARZ, D., 1986. Méthodes statistiques à l'usage de médecins et des biologistes. Flammarion Médecine-Sciences, Ed.

TOMPA, A.S., WILBUR, D.A., 1973. Calcium mobilisation during reproduction in snail Helix aspersa. Nature, 270, n°5632 : 53-54.

WOLDA, H. et KREULEN, D.A., 1973. Ecology of some experimental populations of the land snail Cepaea nemoralis L. II : Production and survival of eggs and juveniles. Neth. J. Zool., 23 : 168-188.

HALIOTIS, 19 (1989) : 105-115.

ETUDE EXPERIMENTALE DE L'EFFET DE LA DENSITE SUR LA REPRODUCTION DE L'ESCARGOT PETIT-GRIS (*HELIX ASPERSA* MULLER)

par

Jacques DAGUZAN (*) et Dominique VERLY (**)

(*) *Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA), Université de RENNES I Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.*

(**) *Unité de Recherches "Hélériculture" INRA. Domaine Expérimental du Magneraud, Saint-Pierre d'Amilly, B.P. 52, 17700 SURGERES.*

ABSTRACT : EXPERIMENTAL STUDY OF THE EFFECT OF DENSITY ON REPRODUCTION OF THE BROWN SNAIL (*HELIX ASPERSA* MULLER)

Experiments in controled conditions on the brown garden snail (*Helix aspersa* Müller)show that adult density has significant effects on their reproduction :

- When density is high, mating and reproductive rates are low and reproductive activity is late ;
- The grouping of individuals doesn't influence natality rate, egg incubation and new born snails hatching, but important densities seem to create a decrease of fertility coefficient (eggs/laying), from a value of 485 snails/m2.
- Whichever density may rise, the adult mortality is the same during the period of reproduction.

KEY-WORDS : Density ; Reproduction ; *Helix aspersa* Müller.

RESUME : Des escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller) prélevés dans la nature à leur sortie d'hibernation sont élevés à 20 ± 1°C, avec une humidité relative de 85 ± 5 % Hr, sous photopériode fixe de 16 L/8 O, et selon sept densités allant de 47 à 582 individus au m2de surface au sol. Les résultats montrent que la densité des adultes a une action très significative sur leur reproduction :

- Plus la densité est élevée, plus les taux d'accouplement et de reproduction sont faibles et plus l'activité reproductrice est tardive ;
- Le groupement des escargots n'a aucune influence sur l'incubation des oeufs et l'éclosion des nouveau-nés, mais des densités importantes semblent engendrer une diminution du nombre d'oeufs par ponte, à partir d'un seuil de 485 individus/m2 ;
- Quelle que soit la densité, la mortalité des escargots est la même au cours de la reproduction.

MOTS-CLES : Densité ; Reproduction ; *Helix aspersa* Müller.

INTRODUCTION.

De nombreux Gastéropodes ont tendance a se rassembler sous forme de "grappes", plus ou moins importantes, sous l'influence de divers facteurs : élévation de la température, forme du relief, force du vent, importance des précipitations (ASTRE, 1921 ; ENGEL, 1957 ; LAZARIDOU DIMITRIADOU et DACUZAN, 1981) ou a la suite d'une insuffisance d'emplacements favorables pour une hibernation ou une estivation (POLLARD, 1975). Ces groupements apparaissent donc liés aux saisons ; en effet, la "grappe" est une réunion animale temporaire (en avril-mai ou septembre-octobre), les individus pouvant demeurer immobiles durant plusieurs semaines ou se déplacer la nuit et revenir se fixer sur une grappe au lever du jour (BIGOT, 1967 ; TERHIVUHO, 1978; LAZARIDOU-DIMITRIADOU, 1981).

Cette attractation mutuelle est liée à la réception, par l'individu, de stimuli tactiles et chimiques émanant de ses semblables définissant ainsi un effet de groupe indépendant du nombre d'individus rassembles (GRASSE, 1946). L'existence d'une phéromone d'agrégation dans le mucus secrété par la glande pédieuse semble se confirmer (LE MASNE, 1952 ; YOM-TOV, 1972;

CHASE et BOULANGER, 1978). Malheureusement, ces travaux bien que très intéressants ne concernent que la recherche des facteurs déterminant la formation de groupements.

Plusieurs auteurs ont étudié les conséquences que peut entraîner le groupement des individus sur leur activité, leur croissance, leur reproduction et leur mortalité. Ainsi, une densité élevée inhiberait l'activite de l'escargot *Helix aspersa* Müller (HERZBERG, 1965) et celle du Gastéropode dulcicole *Ferrissia wautier* RICHARDOT, 1978). Par contre, pour OOSTERHOFF (1977), une forte densité serait un facteur stimulant de l'activité locomotrice chez *Cepaea nemoralis* (L.), mais selon CAMERON et CARTER (1979) ce phénomène ne se vérifie que chez les jeunes, la densité devenant un facteur négatif de l'activité lorsque la population atteint l'âge de 90 jours.

De nombreux auteurs sont d'accord pour dire que la densité favoriserait, dans un premier temps, la vitesse de croissance des jeunes, mais que cette corrélation s'inverserait au cours du temps, le groupement la ralentissant ensuite pour réduire la taille maximale possible à atteindre (BICOT, 1967 ; WOLDA et KREULEN, 1973 ; HERZBERG, 1965 ; CHEVALLIER, MOCQUARD et TARDY, 1974 ; THOMAS et BENJAMIN, 1974 ; OOSTERHOFF, 1977 ; CAMERON et CARTER, 1979 ; LAZARIDOU-DIMITRIADOU et DAGUZAN, 1981 , CHARRIER, 1981). Par contre, LUCARZ (1982), DAGUZAN (1981, 1985, 1986), LUCARZ et COMOT (1985) démontrent que chez *Helix aspersa* la densité a une influence négative sur la vitesse de croissance, durant toute la période de croissance des jeunes. La compétition alimentaire serait le facteur essentiel responsable du ralentissement de la croissance en cas de forte densité.

De plus, les concentrations importantes d'individus inhiberaient la reproduction chez l'escargot *Helix aspersa* (HERZBERG, 1965) , les excrétions en seraient le facteur inhibiteur. Cependant, selon YOM-TOV (1972), chez un Prosobranche dulcicole (*Xerocrassa seetzeni*), le taux de reproduction serait stimulé par une élévation de la densité dans un premier temps, mais chuterait avec une densité trop forte. Si cet auteur reprend la suggestion de l'alimentation comme facteur limitant en accord avec EISENBERG (1966, 1970) chez *Lymnaea elodes*, LAZARIDOU-DIMITRIADOU et DAGUZAN (1981) chez *Theba pisana* Müller, et CHARRIER (1980) chez *Helix aspersa*, il ajoute que cette stimulation pourrait être provoquée par la sécrétion d'une phéromone contenue dans le mucus. Au contraire, WOLDA (1973) ne trouve aucune corrélation entre la taille de la ponte et la densité chez *Cepaea nemoralis*, mais constate que la production de jeunes, par rapport aux adultes présents, diminue lorsque la densité croît.

Enfin, il n'existe aucune corrélation entre la densité et la mortalité des adultes (EISENBERG, 1966 ; THOMAS et BENJAMIN, 1974), mais il apparaît une relation certaine entre la densité des adultes et la mortalité des jeunes, relation qui serait liée à un phénomène de régulation (CHEVALLIER, 1974 ; WILLIAMSON et Col., 1976).

Il nous a donc paru intéressant de voir à notre tour qu'elle était l'influence de la densité des escargots Petits-gris sur leur reproduction, en conditions expérimentales contrôlées.

MATERIEL ET TECHNIQUES.

1. Origine des escargots utilisés.

Les escargots Petits-gris sont ramassés dans la région des Charentes aux environs du 5 mai alors qu'ils sortent d'hibernation, puis apportés à la Station du Magneraud.

Les animaux sont d'abord nourris abondamment pendant 3 jours, à une température de 15°C.

puis progressivement, afin d'éviter tout stress éventuel, la température est élevée régulièrement pour atteindre 20°C au bout d'une semaine.

2. Les cellules expérimentales.

Il s'agit de deux salles d'une surface de 50 m^2 chacune, isolées thermiquement et entièrement closes. La température ambiante est maintenue à 20°C ± 1°C, et l'humidité relative est de 85 ± 5 % Hr. La lumière est fournie par des tubes fluorescents apportant un éclairage de type "lumière du jour", selon une photopériode fixée à 16 heures de photophase et 8 heures de scotophase. Chaque cellule est équipée de 3 portiques métalliques comportant deux étagères permettant de disposer 5 enceintes d'élevage par niveau.

3. Les enceintes d'élevage type "reproduction".

Chaque enceinte est constituée d'une boite de polystyrène (76 x 34 x 22 cm) représentant une surface au sol de 0,258 m^2 et un volume disponible de 0,055 m^3 (Fig.1). Le couvercle de la boite et les deux petits côtés présentent une ouverture garnie d'un grillage à maille carrée afin que l'intérieur soit suffisamment éclairé et bien aéré.

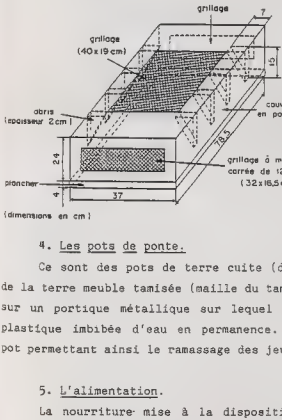


Fig. 1 - Schéma d'une enceinte d'élevage, type " reproduction".

De plus, on augmente la surface de "collage" des escargots en ajoutant 8 abris en polystyrène. Le plancher de polystyrène est recouvert d'une toile plastique facilitant le nettoyage qui n'est réalisé qu'une fois par semaine.

4. Les pots de ponte.

Ce sont des pots de terre cuite (diamètre : 9 cm ; H : 9 cm) de pépiniériste contenant de la terre meuble tamisée (maille du tamis : 1 cm). Les pots renfermant des oeufs sont placés sur un portique métallique sur lequel est posé un plateau en tôle contenant de la mousse plastique imbibée d'eau en permanence. Une petite plaque en plexiglass est placée sur le pot permettant ainsi le ramassage des jeunes escargots venant s'y coller.

5. L'alimentation.

La nourriture mise à la disposition des escargots est un aliment composé "Sanders", en poudre, contenant du son de blé, du tourteau de Soja, de l'avoine, de la luzerne et de la mélasse. On y ajoute du maërl lavé à l'eau douce, séché et pulvérisé dans une proportion de 10 %. Les individus disposent ainsi d'un supplément de calcium absorbé et stocké préférentiellement sous forme de carbonate, le maërl contenant 42 à 47 % de chaux (Ca O) et 3 à 4 % de magnésie (Mg O) combinés à l'état de carbonate. Enfin, des abreuvoirs remplis toujours d'eau permettent aux animaux de se désaltérer fréquemment.

6. Diverses densités animales utilisées dans les enceintes.

Afin de maintenir constantes les densités dans les enceintes, elles sont réajustées dès

qu'il y a mortalité. Les escargots utilisés pour cette opération proviennent de boîtes de réserve installées dans les cellules expérimentales afin que les animaux de remplacement soient soumis à des conditions identiques à ceux mis en expérimentation.

Plusieurs types de densités sont utilisés, de 47 à 582 individus/m^2 de sol, soit 2,35 à 29,14 kg d'escargots/m^3 de volume disponible (Tableau I). Chaque expérience est répétée 3 fois.

Tableau I

Valeurs des densités et des charges biotiques des escargots Petits-gris, adultes et reproducteurs placés dans les enceintes "reproduction".

N° ENCEINTES	1	2	3	4	5	6	7
Effectif (n)	12	25	50	75	100	125	150
Biomasse (g)	129,2	264,1	532,4	801,4	1 064,8	1 333,5	1 602,5
Densité au m^2 de sol (individus/m^2)	47	97	194	291	388	485	582
Charge biotique / m^3 disponible (kg escargots/m^3)	2,35	4,80	9,68	14,57	19,36	24,25	29,14

Les trois portiques possèdent chacun la gamme de toutes les densités présentées. La répartition des enceintes d'élevage sur chacun d'eux varie afin d'éviter l'influence d'un facteur "position sur le portique" éventuel pouvant modifier les résultats.

7. Mesures effectuées.

Quatre pots de ponte sont placés dans chaque enceinte. Les nombres d'accouplements et de pontes sont enregistrées chaque jour. Si une ponte est observée, le pot est retiré de l'enceinte, placé en incubation après que les oeufs aient été comptés, et remplacé par un pot "vierge". Dès qu'un animal est repéré en position de ponte, le pot est isolé afin d'éviter plusieurs pontes dans le même récipient ; l'escargot, après avoir pondu, est replacé dans son enceinte d'origine.

Les pots mis en incubation sont marqués et inspectés tous les jours. Les escargots nouveau-nés sont comptés et retirés à chaque éclosion. Chaque jour, les individus morts sont comptabilisés, retirés et remplacés. Enfin, l'expérience dure 6 semaines (du 18 mai au 25 juin).

8. Expression des résultats.

Pour quantifier les résultats, on utilise les paramètres relatifs à la reproduction de l'escargot préconisés par DAGUZAN (1981).

Afin de comparer les moyennes obtenues, on utilise l'analyse de variance à un critère de classification (facteur contrôlé : la densité). La comparaison des moyennes est réalisée grâce à la méthode statistique de NEWMAN et KEULS relative à la comparaison multiple des moyennes utilisant la plus petite amplitude significative (P.P.A.S.).

RESULTATS.

1. Influence de la densité sur le taux d'accouplement.

Il est bon de signaler que le taux d'accouplement (nombre d'individus qui s'accouplent par rapport au nombre total d'escargots placés en reproduction) ne peut être donné que par défaut. En effet, un accouplement ne durant que quelques heures et les observations ayant lieu toutes les 24 heures, il n'est pas possible de les dénombrer tous.

Comme il s'agit de réaliser des comparaisons, les valeurs exactes ne sont pas indispensables ; le pourcentage d'accouplements non enregistrées peut être considéré comme identique pour chaque densité (Tableau II).

Tableau II

Importance du taux d'accouplement (%) d'escargots Petits-gris, adultes, mis en reproduction en bâtiment contrôlé (20°C : 85 % Hr ; 16h photophase / 8h scotophase), en fonction de la densité et durant 6 semaines.

Densité (ind./m^2)	Taux d'accouplement (en %)	Densité (ind./m^2)	Taux d'accouplement (en %)
47	94,3 ± 24,3	388	40,7 ± 2,9
97	72,0 ± 0,0	485	30,0 ± 7,3
194	60,0 ± 0,0	582	30,0 ± 1,9
291	46,3 ± 12,0	-	-

(m ± E.S.)

A part le cas des densités "47", "291" et "485", pour chaque cas, les trois enceintes présentent des taux d'accouplement très proches. On peut donc admettre que les 3 portiques donnent des résultats comparables.

Si l'on teste statistiquement les différences entre elles, on note qu'aucune des densités ne montre de différence significative avec ses voisines. Par contre, plus les densités sont éloignées et plus les différences deviennent significatives (Tableau III).

Tableau III

Résultats de l'analyse de variance concernant le taux d'accouplement de l'escargot Petit-gris, adulte, en fonction de la densité.

Somme de variation	Somme des carrés des écarts (S.C.E)	Degrés de liberté (ν)	Carrés moyens (C.M.)	F. exp.	F. théorique P<0,05	F. théorique P<0,001
Densité	6,985-5,973=1,012	6	0,169	7,348	2,85 S	4,46 S
Variation résiduelle	1,333-1,012=0,321	14	0,023			
Total	7,306-5,973=1,333	20				

(P.P.A.S. (P<0,05)= 0,160)

(S : différence significative)

d'où : d = 47 (94,3 ± 24,3) ; d = 97 et 194 (66,0 ± 0,0) ; d = 291 et 388 (43,5 ± 5,0) ; d = 485 et 582 (30,0 ± 3,2).

Ainsi, plus la densité des escargots reproducteurs est élevée, plus le taux d'accouplement est faible, mais sa diminution est régulière et ne marque pas de palier. Si l'on observe l'évolution du taux d'accouplement au cours de la période des 6 semaines, on note une précocité accrue des accouplements pour les densités les plus faibles ("47" et "97") et une diminution très nette de la reproduction lors de la 6ème semaine quelle que soit la densité (Fig.2).

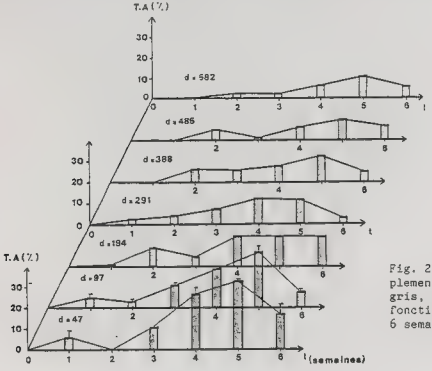


Fig. 2 - Evolution du taux d'accouplement (T.A.) de l'escargot Petit-gris, en bâtiment contrôlé, en fonction de la densité et durant 6 semaines de reproduction.

2. Influence de la densité sur le taux de reproduction.

Pour les densités 47, 97 et 194, les 3 portiques donnent des valeurs du taux de reproduction (nombre d'escargots qui pondent par rapport au nombre total d'individus placés en reproduction) très proches. A partir de la densité 291, les résultats sont moins homogènes, mais aucun des portiques ne montre de différence dans un sens déterminé par rapport aux autres (Tableau IV).

Tableau IV

Importance du taux de reproduction (%) d'escargots Petits-gris, adultes, mis en reproduction en bâtiment contrôlé (20°C, 85 % Hr ; 16h/8h) en fonction de la densité et durant 6 semaines.

Densité ($\bar{T}$ ind./m²)	Taux de reproduction (%)	Densité ($\bar{L}$ ind./m²)	Taux de reproduction (%)
47	33,0 ± 0,0	388	18,0 ± 6,2
97	50,7 ± 1,9	485	12,0 ± 1,9
194	27,3 ± 1,6	582	7,7 ± 3,6
291	22,3 ± 7,3	-	-

($\bar{m}$ ± E.S.)

On peut signaler que durant les deux premières semaines, quelques pontes seulement sont recueillies. De plus, selon DAGUZAN (1981), la durée normale de la période de ponte est évaluée à 8 semaines ; les résultats ne portent donc que sur la première moitié de celle-ci. Ces résultats n'en demeurent pas moins comparables pour la période d'observation considérée. Les faibles densités "47" et "97" donnent des taux de reproductions bien plus importants que les autres (différences très significatives $P < 0,01$) (Tableau V). Par contre, les densités 194 à 582 individus/m^2 ne présentent aucune différence significative de proche en proche, ni même entre elles, excepté les densités "194" et "582". Un palier semble donc apparaître entre ces deux valeurs.

Tableau V

Résultats de l'analyse de variance concernant le taux de reproduction de l'escargot Petit-gris, adulte, en fonction de la densité.

Source de Variation	S.C.E.	ν	C.M.	F. exp.	F. théorique $P<0,05$	F. théorique $P<0,01$
Densité	0,435-0,076=0,359	6	0,060	11,11	2,85 S	4,46 S
Variation résiduelle	0,433-0,359=0,057	14	0,0054			
Total	1,686-1,253=0,433	20				

P.P.A.S. ($P<0,05$) = 0,024

d'où : d = 47 et 97 (41,8 ± 4,8) ; d = 194, 291, 388, 485, 582 (24,3 ± 3,1)

Les résultats particuliers des densités "97" et "582" peuvent s'expliquer par le rapport taux de reproduction/taux d'accouplement (Tableau VI).

Tableau VI

Variations du rapport taux de reproduction/taux d'accouplement de l'escargot Petit-gris, en fonction de la densité et pour une période de reproduction de 6 semaines, en bâtiment contrôlé.

Densité (ind. / m^2)	T.R. / T.A.	Densité (ind. / m^2)	T.R. / T.A.
47	0,34 ± 0,09	388	0,44 ± 0,20
97	0,70 ± 0,08	485	0,40 ± 0,80
194	0,46 ± 0,03	582	0,25 ± 0,10
291	0,48 ± 0,04		

($\bar{m}$ ± E.S.)

En effet, le nombre d'individus ayant pondu, comparé au nombre d'accouplés, est particulièrement important pour la densité "97" et très faible pour celle de "582". Ceci est peut-être dû au fait, que les accouplements sont plus précoces pour une faible densité et plus tardifs pour une forte concentration animale.

On peut donc affirmer qu'un taux de reproduction optimal est obtenu avec une densité de 97 escargots adultes/m^2 sol et qu'il semble chuter de façon régulière à partir d'une concentration de 194 individus/ m^2 .

3. Influence de la densité sur le coefficient de fécondité.

Quelle que soit la densité considérée, le coefficient de fécondité est le même, soit 121 ± 5 oeufs/ponte. Un seuil semble apparaître cependant pour la densité "485", à partir de laquelle les pontes auraient un coefficient de fécondité inférieur (100 à 110 oeufs au lieu de 115 à 140) (Tableau VII). Ces interprétations sont confirmées par la comparaison des moyennes 2 à 2 suivant le test t de Student ; par contre, l'analyse de variance ne montre aucune différence significative.

Tableau VII

Importance du coefficient de fécondité obtenu chez l'escargot Petit-gris, en bâtiment contrôlé et en fonction de la densité, durant 6 semaines.

Densité (ind./m^2)	Coefficient de fécondité (oeufs/ponte)	Densité (ind. / m^2)	Coefficient de fécondité (oeufs/ponte)
47	116 ± 13	388	122 ± 9
97	132 ± 9,3	485 *	109 ± 9 *
194	138 ± 9	582	101 ± 11 *
291	135 ± 9	-	-

(m ± E.S.)
(*) : différence significative
(P < 0,05; Test de Student)

4. Influence de la densité sur l'éclosion des nouveau-nés.

Pour tous les paramètres concernant l'éclosion, aucune différence significative n'est apparue au niveau du facteur densité. Le groupement des adultes semble n'avoir aucune influence sur l'incubation des oeufs et l'éclosion des nouveau-nés (Tableau VIII).

5. Influence de la densité sur la mortalité des reproducteurs.

La mortalité moyenne chez les reproducteurs s'élève à un taux de 0,4 ± 0,1 % par jour. Suite à une analyse statistique comparant les taux de mortalité obtenus pour chaque densité, aucune différence significative globale n'apparaît.

Si on considère que ces escargots proviennent de la nature, que leur âge est inconnu et qu'ils se trouvent en période de reproduction, phase active et éprouvante, ce taux apparaît faible, et confirme les résultats obtenus par DAGUZAN (1981).

Tableau VIII

Importance des durées d'incubation et d'éclosion et du coefficient d'éclosion, obtenus chez l'escargot Petit-gris, en bâtiment contrôlé et en fonction de la densité.

Densité (ind./m^2)	Durée d'incubation (en j.)	Durée d'éclosion (en j.)	Coefficient d'éclosion (jeunes/éclosion)
47	22,9 ± 1,8	4,7 ± 1,4	48,9 ± 22,8
97	21,8 ± 0,3	2,4 ± 0,5	37,9 ± 7,0
194	22,1 ± 0,6	3,0 ± 0,8	57,9 ± 10,0
291	22,5 ± 0,7	3,1 ± 0,9	54,1 ± 9,8
388	23,5 ± 0,6	1,7 ± 0,3	53,2 ± 7,3
485	23,8 ± 1,3	2,2 ± 0,5	54,2 ± 12,6
582	23,3 ± 0,9	2,9 ± 0,9	52,8 ± 10,1

($\bar{m}$ ± E.S.)

DISCUSSION et CONCLUSION.

Nos résultats démontrent que dans les conditions expérimentales testées, la densité des escargots Petits-gris, adultes, placés en reproduction, influence fortement cette fonction physiologique. Plus la densité est élevée, plus les taux d'accouplement et de reproduction sont faibles. Au niveau des groupements les plus faibles (47 à 97 individus/m^2), on note une précocité accrue des accouplements. De plus, quelle que soit la densité, on enregistre une diminution très marquée de la reproduction lors de la sixième semaine. Un taux de reproduction optimal (50,7 %) est obtenu avec une densité de 97 escargots/m^2 sol, ce qui confirme les résultats obtenus par LUCARZ (1984).

Les groupements des escargots n'a aucune influence sur l'incubation des oeufs et l'éclosion des nouveau-nés, mais à partir d'un seuil correspondant à une densité de 485 individus/m^2 le coefficient de fécondité diminue (100 à 110 oeufs/ponte au lieu de 115 à 140), phénomène déjà observé par CHARRIER (1981) mais en conditions naturelles à partir d'une densité seuil de 133 escargots/m^2.

De plus, il n'existe aucune corrélation entre la densité des adultes et leur mortalité au cours de la reproduction.

Enfin, le mécanisme d'action de la densité sur la reproduction de l'escargot *Helix aspersa* pourrait s'expliquer par l'existence de phéromones émises par les individus dans le mucus comme le suggèrent plusieurs auteurs et, en particulier, YOM TOV (1972) et DAN et BAILEY (1982). Dans un premier temps, la reproduction serait stimulée par une élévation de la densité, puis chuterait avec une densité trop forte.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

ASTRE, G., 1921. Sur la nature physique de la cause qui, dans les dunes maritimes régit l'ascension des Mollusques le long des tiges à faible feuillage. Bull. Soc. Hist.Nat., Toulouse, 49 : 162-164.

BIGOT, L., 1967. Recherches sur les groupements des Gastéropodes terrestres : la constitution des "grappes". Vie et Milieu, 18, 1c : 1-27.

CAMERON, R.A.D. and CARTER, M.A., 1979. Intra and interspecific effects of population density on growth and activity in some Helicid land snail (Gasteropoda pulmonata). Journ. Anim. Ecol., 48 - 237-246.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la Biologie et à l'Ecophysiologie de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse Doct.,3ème cycle, Université de RENNES, 330 p.

CHARRIER, M., 1981. Contribution à l'etude des effets du groupement sur la croissance de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Arch. Zool. Exp. Gén., 122, 29-38.

CHASE, R. et BOULANGER, C.M.- Attration of the snail Achatina fulica to extracts of specifical pedam glands. Behav. Biol.,23 : 107-111.

CHEVALIER, F., MOCQUARD, J.P., et TARDY, J., 1974. Croisance et précocité d'Aelidiella alderi (Coks) (Mollusque Nudibranche) : effets du groupement et de la température. Bull. Soc. Zool. Fr., 99, n°4, 601-621.

DAGUZAN, J., 1981. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller. (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). I. Reproduction et éclosion des jeunes en bâtiment et en conditions thermonygrométriques contrôlées. Ann. Zootechn., 30 : 249-272

DAGUZAN, J., 1985. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller, (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). III. Elevage mixte (reproduction en bâtiment contrôlé et engraissement en parc extérieur) : activité des individus et évolution de la population juvénile selon la charge biotique du parc. Ann. Zootechn., 34 : 127-148.

DAGUZAN, J., 1986. Recherches écophysiologiques sur l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller),en vue de son élevage ou héliciculture : importance de la taille et de l'âge des jeunes, de la date de leur mise en engraissement en parcs extérieurs et de la charge biotique. Malacologia (sous-presse).

DAN, N. and BAILEY, S.E.R., 1982. Growth, mortality and feeding rates of the snail Helix aspersa at different population densities in the laboratory and the depression of activity of Helicid snails by other individuals, or their mucus. J.Moll. Stud., 48 : 257-265.

EISENBERG, R.M., 1966. The regulation of density in natural populations of the pond snail Lymnaea elodes. Ecology, 47 : 890-906.

EISENBERG, R.M., 1970. The rôle of food in the regulation of the pond snail Lymnaea elodes. Ecology, 51 :680-684.

ENGEL, H., 1957. Okologisch-Faunistische Studien im Rhône-Delta, unter besonderer Berücksichtigung der Mollusken. Bonner Zoologische Beitraege, 8 : 5-55.

GRASSE, P.P., 1946. Sociétés animales et effet de groupe. Experientia, 2 : 77-82.

HERZBERG, R., 1965. Crowding as a factor in growth and reproduction of Helix aspersa. Malacologia, 20, n°2 : 195-204.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M. et DAGUZAN, J.,1981. Etude de l'effet du "groupement" des individus chez Theba pisana (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Malacologia, 20, n°2 : 195-204.

LE MASNE, G., 1952. Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les Invertébrés. Coll. CNRS : "Structure et Physiologie des Sociéanimales", 34 : 19-70.

LUCARZ, A., 1982. Effet du groupement sur la croissance pondérale d'escargots Helix aspersa Müller. C. R. Acad. Sci., 294 : 753-756.

LUCARZ, A., 1984. Etude expérimentale de l'effet du groupement sur la ponte d'Helix aspersa Müller. Intern. Journ. Invest. Reprod. Dévelop.,7 : 185-192.

LUCARZ, A. et GOMOT, L., 1985. Influence de la densité de population sur la croissance diamétrale et pondérale de l'escargot Helix aspersa Müller dans différentes conditions d'élevage. J. Moll. Stud., 51 : 105-115.

OOSTERHOFF, L.M., 1977. Variation in growth rate as an ecological factor in the land snail Cepaea nemoralis L.Neth. J. Zool., 27 : 1-32.

POLLARD, E., 1975. Aspects of the ecology of Helix pomatia L. J. anim. Ecol., 44 : 305-329.

RICHARDOT, M., 1978. Ecological factors inducing estivation in the freshwater limpet : Ferrissia wautieri (Basommatophora Ancylidae). III. Density levels and food supply. Malacol. Rev., 11 : 47-58.

TERHIVUHO, J., 1978. Growth, reproduction and hibernation of Arianta arbustorum (L.) (Gastropoda, Helicidae) in southern Finland. Ann. Zool. Fennici, 15 : 8-16.

THOMAS, J.D. and BENJAMIN, M., 1974. The effects of population density on growth and reproduction of Biomphalaria glabrata (Gastropoda Pulmonata). J. Anim. Ecol., 43 : 31-50.

WILLIAMSON, P., CAMERON, R.A.D. and CARTER, M.A., 1976. Population density affecting adult shell size of Cepaea nemoralis (L.). Nature, 263 : 496-497.

WOLDA, H. and KREULEN, D.A., 1973. Ecology of some experimental populations of the landsnail Cepaea nemoralis (L.). II : Production and survival of eggs and juveniles. Neth. J. Zool., 23 : 168-188.

YOM-TOV, T., 1972. Field experiments on the effect of population density and slope direction on the reproduction on the desert snail Trochoidea (Xeracrassa) seetzeni. J. Anim. Ecol. 41 : 17-22.

HALIOTIS, 19 (1989) : 117-122.

RELATION ENTRE LE DEVELOPPEMENT MORPHOLOGIQUE ET LA MATURATION SEXUELLE CHEZ L'ESCARGOT COMESTIBLE *OTALA LACTEA* (MULLER).

par

André DUVAL et Pierre GIOVENAZZO
Département de Biologie, Faculté des Sciences et de Génie,
Université LAVAL, QUEBEC (Canada) G1K 7P4.

ABSTRACT : RELATION BETWEEN THE MORPHOLOGICAL DEVELOPMENT AND THE MATURATION OF THE OVOTESTIS IN THE SNAIL *OTALA LACTEA* (MULLER).

Certain morphological growth parameters (weight, height, diameter, number of whorls), and particular external characteristics (closure of ombilic , curvature of outer lip, black coloration of mantle) and also maturation of the ovotestis are studied during the growth of the snail *Otala lactea*.The aim of this study is to determine if there exists a relationship between sexual maturation and external morphology of this animal. Eleven samples varying between 5 and 16 reared snails were taken at regular intervals from the ages 50 to 200 days (since the day of oviposition). Histological analysis of the ovotestis permitted to group snails either as immature or mature in relation with the presence of spermatozoa in the acinis. Morphological parameters and characteristics were used as discriminating variables. Discrimant analysis retained 2 variables : closure of ombilic and curvature of outer lip. These variables offer reclassification percentages of 85.7 % for immature snails and of 90.0 % for mature snails. Snails starting the reproductive phase (possibility to copulate) are easely distinguished by the evolution of these external caracteristics. An endocrinal relation between sexual maturation and morphological variations of the shell is proposed.

KEY-WORDS : *Otala lactea*. land snail. spermatogenesis. morphological characteristics. maturation.

RESUME :

Certains paramètres de la croissance morphologique (poids, hauteur, diamètre, nombre de spires), l'évolution de caractéristiques externes particulières (fermeture de l'ombilic, courbure du labre, coloration brune noirâtre du manteau) ainsi que la maturation de l'ovotestis sont étudiés durant la croissance de l'escargot *Otala lactea*. Le but du travail est de déterminer s'il existe une relation entre la maturation sexuelle et la morphologie de l'animal. Onze échantillons comprenant 5 à 16 escargots d'élevage ont été prélevés à des intervalles réguliers entre l'âge de 50 et de 200 jours (depuis le jour de la ponte). Dans les conditions environnementales de notre élevage expérimental, les spermatozoïdes apparaissent dans les acini de l'ovotestis après 150 jours d'élevage. L'étude histologique de l'ovotestis a permis de grouper les escargots en immatures et matures en fonction de la présence de spermatozoïdes dans les acini. Les paramètres et caractéristiques morphologiques sont utilisés comme variables discriminantes. L'analyse discriminante a retenu 2 variables : la fermeture de l'ombilic et la courbure du labre. Ces variables offrent un pourcentage de reclassification des immatures de 85.7 % et de 90.0 % pour les matures. L'évolution de ces caractéristiques externes permet de distinguer facilement les escargots ayant atteint le début de la phase de reproduction, c'est-à-dire, la possibilité de s'accoupler. Une relation endocrinienne entre la maturation sexuelle et les variations morphologiques de la coquille est proposée.

MOTS-CLE . *Otala lactea*, escargot terrestre. spermatogenèse. caractéristiques morphologiques. maturation.

INTRODUCTION.

Les études sur la croissance des Pulmonés terrestres sont nombreuses et démontrent la présence de phases de croissance caractérisées par des variations dans le taux de croissance pondérale (limaces et escargots) et diamétrale de la coquille (escargots). De plus, les travaux indiquent que ces phases de croissance correspondent à des états physiologiques successifs de l'organisme qui sont en relation avec des étapes de maturation du système génital (DEFAYE, 1945 a et b ; CHARRIER et DAGUZAN, 1978 ; VINCENT et all.,1982 ; LAVIOLETTE, 1950, ABELOOS, 1944, RUNHAM et LARYA, 1968, SMITH, 1966).

Chez les escargots de la famille des *Helicidae*,DEFAYE (1945b) a observé que le développement post-embryonnaire chez ces escargots se traduit, non seulement par des variations du taux de croissance globale, mais encore par des étapes du développement génital et par des variations dans la morphologie de la coquille : une variation de la forme et un épaississement et une réflexion du péristome.

A la suite d'observations préliminaires sur la croissance de l'escargot comestible *Otala lactea* (Müller), il nous a été possible de noter des changements graduels de certaines caractéristiques de la morphologie externe de l'animal au cours de sa maturation. Même si les dimensions et le poids des escargots adultes sont variables, certaines caractéristiques sont uniformes chez l'espèce (réflexion du péristome, fermeture de l'ombilic et la coloration brune noirâtre du menteau).

Le but de ce travail est de savoir s'il existe une corrélation entre le développement morphologique et la maturation sexuelle, déterminée par la présence de spermatozoïdes dans les acini de l'ovotestis. La possibilité de différencier les escargots matures des immatures dans un élevage permettrait de distinguer la transition des escargots du stade de croissance au stade reproducteur et ainsi de mieux connaître le cycle vital de l'animal en élevage.

Cette étude a donc pour objectif de contribuer à une meilleure connaissance de la biologie de cette espèce et de fournir éventuellement des informations applicables à l'élevage commercial de cet escargot comestible.

MATERIEL ET METHODES.

1. Elevage des escargots.

Les escargots reproducteurs *Otala lactea* sont importés du nord de l'Afrique (Maroc et Algérie). Ils sont placés dans un local où les conditions d'élevage furent déterminées à la suite de recherches préalables (CIOVENAZZO et DUVAL, 1987). Les paramètres biotiques et abiotiques de l'élevage expérimental sont résumés au tableau I.

Chaque enceinte d'élevage contient des escargots provenant d'une même ponte.

2. Echantillonnage.

A partir du premier tri, les escargots provenant de deux enceintes d'élevage sont prélevés à des intervalles de 20 à 25 jours. Onze échantillons comprenant 5 à 16 escargots d'élevage furent prélevés entre 50 et 200 jours d'âge (depuis le jour de la ponte). Au total quatre-vingt-dix escargots furent échantillonnés.

Tableau I

Caractéristiques environnementales de l'élevage expérimental de l'escargot *Otala lactea* (Müller).

PARAMETRES ABIOTIQUES		
Enceintes d'élevage		Boîtes en polystyrène transparent (13 X 29 X 18 cm)
Température		18° C
Humidité relative		Jour = 30%, nuit = 100%
Lumière	photophase	Lumière = 15 h : obscurité = 9 h
	type	Fluorescent (lumière du jour)
	intensité	1000 lux
PARAMETRES BIOTIQUES		
Alimentation		Nourriture homogène (Giovenazzo et Duval 1987)
Densité d'élevage		44 escargots par mètre carré disponible
Triage		Un tri lorsque les escargots atteignent un diamètre > 5 mm (4 à 5 semaines)
Nettoyage		Hebdomadaire

3. Etude morphologique.

Pour suivre le développement morphologique des escargots au cours de leur croissance, les paramètres suivants sont notés : le poids (balance Mettler PC 220), le diamètre et la hauteur de la coquille (Digit-Cal - Mark II universal digital caliper), le nombre de spires. De plus, l'évolution de trois caractéristiques anatomiques (Fig.1) suivie selon une échelle objective variant de 1 à 3 : la fermeture de l'ombilic, la réflexion du péristome et la coloration du manteau.

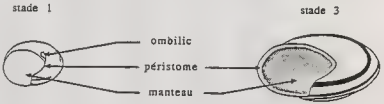


Fig. 1 : Stades d'évolution des caractéristiques anatomiques (le stade 2 correspond à une condition intermédiaire).

ouvert	**ombilic**	fermé
absente	**réflexion du péristome**	présente
absente	**coloration brune noirâtre**	présente

4. Maturation sexuelle.

A la suite de l'étude morphologique, les escargots sont sacrifiés et fixés en les submergeant dans un volume de fixateur Susa de Heidenhain (KIERMAN, 1981) pendant 24 heures. A la suite de ce traitement la coquille est friable et s'enlève facilement. La glande hermaphrodite est prélevée du tortillon et préparée en coupes à la paraffine (épaisseur - 6 microns) colorées avec de l'hémotoxyline ferrique de Weigerts et de l'éosine (KIERMAN, 1981).

L'étude en microscopie optique de la glande hermaphrodite permet de différencier deux étapes de la maturation sexuelle par la présence de spermatozoïdes (stade 2) et l'absence de spermatozoïdes (stade 1) dans les acini.

5. Analyse statistique.

Les résultats sont soumis à une analyse discriminante (NORMAND et all., 1975). Les données morphologiques (poids, hauteur, diamètre, nombre de spires, fermeture de l'ombilic, courbure du labre et coloration du manteau) sont utilisées comme variables discriminantes. Les escargots sont groupés selon leur maturité sexuelle (présence ou absence de spermatozoïdes dans les acini de l'ovotestis). Une reclassification des escargots matures et immatures est effectuée par la relation canonique.

RESULTATS.

Dans les conditions d'élevage utilisées, la présence de spermatozoïdes dans les acini s'observe dès l'âge de 150 jours, à l'exception d'un individu chez lequel les spermatozoïdes sont apparus à l'âge de 90 jours (figure 2). L'analyse discriminante a retenu deux variables morphologiques (variables discriminantes) : fermeture de l'ombilic et réflexion du péristome. L'addition d'autres variables morphologiques comme variables discriminantes dans l'analyse n'augmente pas le potentiel discriminatoire de l'équation canonique.

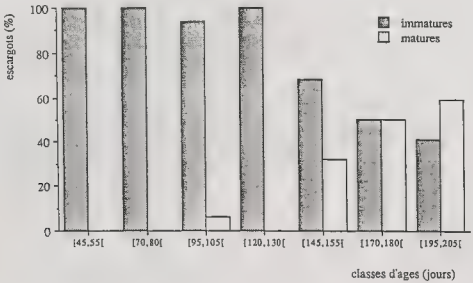


Fig. 2 - Pourcentage d'escargots matures et immatures en fonction de l'âge (jours)

Les pourcentages de reclassification tels que déterminés par l'équation canonique (1) sont élevés pour les escargots matures et immatures (Tabl. II).

Tableau II

Efficacité de la classification des escargots immatures et matures par l'analyse discriminante.

CLASSES	POURCENTAGES DE RECLASSIFICATION		
	Immatures	Matures	Total
Immatures n=70	85.7	14.3	86.7
Matures n=20	10.0	90.0	

Une moyenne de 86,7 % de reclassification exacte fut obtenue, 85,7 % pour les immatures et 90,0 % pour les matures. Une vérification histologique de la glande hermaphrodite des escargots mal classés a révélé la présence de nombreux spermatides allongés dans les acini et une apparence morphologique externe bien développée des escargots immatures mal classés, tandis que chez les matures mal classés, la réflexion du péristome et la fermeture de l'ombilic étaient au stade intermédiaire (stade 2).

DISCUSSION.

Les résultats indiquent qu'il est possible de discerner les escargots ayant atteint le stade spermatozoïde à partir de l'évolution de deux caractéristiques morphologiques visuelles : la réflexion du péristome et la fermeture de l'ombilic. Ces caractères anatomiques permettent de prélever les escargots en élevage aptes à la reproduction et de les regrouper dans des enceintes d'élevage munies de pondoirs pour la reproduction (GIOVENAZZO et DUVAL, 1987). Il nous a été possible d'étudier si une telle corrélation existait avec les phases de croissances diamétrale et pondérale car l'échantillonnage périodique et le sacrifice des escargots pour l'étude histologique ne permet pas de suivre les escargots individuellement tout le long de leur croissance.

Par contre, le lien trouvé entre la présence de spermatozoïdes dans les acini et les deux caractéristiques mentionnés plus haut, n'implique pas nécessairement une relation direct. GOMOT et DERAY (1987) mentionnent que certaines études ont démontré l'implication d'hormones à la fois sur la maturation sexuelle, le développement du système génital et la croissance corporelle et coquillière de l'escargot Helicidae *Helix aspersa*. Le contrôle endocrinien de la croissance et de la maturation sexuelle est évident mais les différents facteurs impliqués demeurent inconnus. Les pourcentages de reclassification élevés obtenus pour les immatures

(1) maturation sexuelle = 1.1 réflexion du péristome + 0.9 fermeture de l'ombilic - 3.1.

et matures indiquent probablement une relation endocrinienne entre la maturation sexuelle et les changements morphologiques observés par l'équation canonique. Il serait intéressant de vérifier si les caractéristiques morphologiques retenues (réflexion du péristome et fermeture du labre) par l'analyse discriminante sont sous le même contrôle endocrinien.

La faible erreur de la classification est probablement reliée à l'utilisation d'une méthode objective d'évaluation des stades du péristome et de l'ombilic. D'autre part, le critère de classification histologique de la maturité des escargots est la présence de spermatozoïdes dans les acini. Donc un individu est classé mature même si ce stade de la spermatogenèse n'est pas prédominant à l'intérieur de l'ovotestis. Ainsi, une classification histologique précoce peut expliquer une mauvaise classification basée sur des paramètres morphologiques.

Au terme de cette étude, il est possible de penser que ces résultats pourraient s'appliquer directement à l'élevage de l'escargot *Otala lactea* afin de classifier les géniteurs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

ABELOOS, M., 1944. Recherches expérimentales sur la croissance. Bull. Biol. Fr. & Belg., 78 : 215-256.

CHARRIER, M. et DAGUZAN, J., 1978. Etude de la croissance de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). Haliotis, 9 : 15-18.

DEFAYE, J., 1945a. Les phases de croissance chez Helix aspersa Müller. C. R. Séanc. Soc. Fr. Biol., 220 : 411-412.

DEFAYE, J., 1945b. Forme de la croissance chez quelques Gastéropodes Hélicidés. C. R. Séanc. Soc. Fr. Biol., 220 : 476-478.

GIOVENAZZO, P. et A. DUVAL, 1987. Elevage expérimental, maturation sexuelle et incubation des oeufs chez l'escargot comestible Otala lactea (Müller). Mémoire de Maîtrise en Sciences, Université LAVAL, Québec, Canada.

GOMOT, L. et A. DERAY, 1987. Les escargots. La Recherche, 186 (18) : 302-311.

KIERMAN, J.A., 1981. Histological and histochemical methods : Theory and practice. Pergamon press, N.Y., 344 p.

KLECKA, R.W., 1975. Statistical package for the social sciences. McGraw-Hill Comp., 434-467.

LAVIOLETTE, P., 1950. L'évolution de la glande hermaphrodite d'Arion rufus et ses rapports avec la croissance. C. R. Séanc. Soc. Fr. Biol.,144 : 135-136.

RUNHAM, N.W. et A.A. LARYEA, 1968. Studies on the maturation of the reproductive system of Agriolimax reticulatus (Pulmonata : Limacidae). Malacologia, 7 (1) : 93-108.

SMITH, B.J., 1966. Maturation of the reproductive tract of Arion ater (Pulmonata : Arionidae). Malacologia, 4 (2) : 325-349.

VINCENT, C. et all., 1982. Nombre d'oeufs par ponte, durée d'incubation et croissance en laboratoire de Helix pomatia L. (Gastropoda : Pulmonata). Haliotis, 12 : 13-20.

HALIOTIS, 19 (1989) : 123-128.

CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LA BIO-ECOLOGIE DE *HELIX LUCORUM* L., EN GRECE.

par

A. STAIKOU et M. LAZARIDOU-DIMITRIADOU.
Laboratoire de Zoologie, Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université de Thessalonique, 54006 Thessalonique, Grèce.

ABSTRACT. EVERYTHING THAT WE KNOW ABOUT THE EDIBLE SNAIL *HELIX LUCORUM* L. FROM GREECE.

The studies of biology, ecology, ethology, biometry, energy budget and excretion have shown that *Helix lucorum* L. from Greece is caracterized : (a) by three generations per year, (b) it may live 14 years or more in order to reach its maximum size, (c) it is sexually mature when the largest shell diameter (D) is greater or equal to 36 mm, size attained 3 years after its hatching, (d) its hibernation lasts 3-4 months, (e) its reproductive period is from July to August ; it lays about 50 eggs, (f) its mean annual density is 3.39 individuals/m^2, (g) its annual turnover ratio (P/B) is equal to 1.24, (j). Its assimilation rate (A/I) is greater when it is fed with *Lactuca sativa* and less when it is fed with *Urtica dioica* or *Petasites albus* ; its coefficient of growth efficiency (P/I) and its coefficient of ecological efficiency (P/A) are greater when they are fed with *P. albus* and less when they are fed with *U. dioica* or *L. sativa*. The above parameters oscillate with the age, the season or the physiology of the animals, (k) *H. lucorum* is uricotelic although its uricotelic chain is complete.

KEY-WORDS : Bio-ecology, Reproduction, Excretion, *Helix lucorum*.

RESUME :

Les études écologique et éthologique, les recherches sur la biologie et la reproduction, l'étude du flux d'énergie et de l'excrétion de *Helix lucorum* L. de Grèce montrent que (a) *H. lucorum* présente 3 générations par an ; (b) il peut vivre plus de 14 ans pour atteindre sa taille maximale ; (c) il est mâture quand D (le grand diamètre de la coquille) > 36 mm, 3 ans après son éclosion ; (d) il hiberne pendant 4 à 5 mois ; (e) sa période de reproduction s'étale de juillet à fin août ; il pond enviton 50 oeufs. (f) La densité annuelle moyenne de cette espèce est de 3.39 individus/m^2 et le taux de renouvellement de la biomasse (P/B) est de 1.24 (g). Le rendement d'assimilation (A/I) est plus élevé quand les escargots sont nourris par *Lactuca sativa* et plus bas quand ils sont nourris par *Patasites albus* ou *Urtica dioica*, mais nous assistons au phénomène inverse pour ce qui est du rendement écologique de croissance (P/I) et du rendement de production (P/A) avec ces trois types de nourriture. Les paramètres cités plus haut, oscillent avec l'âge, la saison et la physiologie des escargots,(j). Enfin, *H. lucorum* est une espèce uricotélique; elle excrète surtout de l'acide urique bien que sa chaîne uricotélique soit complète.

MOTS-CLES : Bioécologie, Reproduction, Excretion, *Helix lucorum*.

INTRODUCTION.

Helix lucorum est le plus commun des escargots comestibles de Grèce. Il se trouve surtout dans diverses régions du Péloponèse, Thace et Macédoine.

Ces dernières années, son exportation est devenue très importante et l'absence de réglementation stricte entraîne une diminution de sa population.

En ce qui concerne la biologie et l'écophysiologie de cette espèce il n'y avait rien jusqu'à maintenant et ce manque de données empêchait toute protection et tout élevage.

RESULTATS ET DISCUSSION.

L'étude de cette espèce a eu lieu en Grèce du Nord en Macédoine, et plus spécialement à Edesa, 98 km de Thessalonique. Le climat de cette localité appartient au type méditerranéen continental. Selon la formule de Emberger, pour les années 1980-1986, le climat de cette même localité est de type méditerranéen humide. Selon le climatogramme de Gaussen, la période sèche d'été est courte et les précipitations commencent dès le mois d'août.

Les études de la biologie, de l'éthologie et de l'écologie de *H. lucorum* ont été réalisées dans un biotope secondaire sans culture, sur un transect de 400 m^2 (28 x 14.5 m^2) clos pour éviter tout ramassage. Dans le même transect vivaient d'autres espèces d'escargots comme *Bradybaena fruticum, Cepaea vindobonensis, Monacha cartusiana* et *Xeropicta arenosa*. Les différentes plantes formaient des zones bien définies. Dans chaque zone, il y avait une ou deux plantes qui dominaient, comme *Solanum nigrum, Urtica dioica, Petasites albus, Parietaria officinalis, Arum italicum* et *Rubus cardicans*.

Les études écologique et éthologique ont commencé en 1982 et ont été complétées en 1986. L'échantillonnage a été effectué tous les mois, dans la matinée en absence de pluie et au hasard.

Le nombre de prélèvements nécessaires a été calculé par la méthode générale préconisée par ELLIOTT (1971). Les résultats numériques sont établis en tenant compte exclusivement des individus vivants (jeunes et adultes).

Chaque mois, tous les animaux prélevés ont été mesurés (grand diamètre de la coquille (D) , et diamètres perpendiculaires du péristome (d.a.). Les deux diamètres du péristome de *H. lucorum* ont été mesurés parce qu'on a trouvé que la forme du péristome change avec l'âge. Après ces mesures, chaque animal était remis à sa place.

La densité des populations de *H. lucorum* variait pendant les différentes années d'étude. Sa densité moyenne dans les années 1983-1986 était égale à 4.95 individus par m^2. Chaque année pendant les mois d'août à septembre une augmentation est apparue, qui peut être expliquée par l'apparition des éclosions, sachant que la période de reproduction de cet escargot a lieu de juillet à la fin du mois d'août. En mars la densité diminuait, ce qui semble être lié au fait qu'un certain nombre d'animaux était encore enfouis.

La formule de Taylor $s^2 = ax^b$ (où x : est la densité mensuelle moyenne par m^2 , s^2 : la variance de la moyenne, et a,b : des constantes) a été utilisée comme indice d'aggrégation. Dans celle-ci ($s^2 = 1.97 \times ^{1.022}$) b = 1.022 et donc *H. Lucorum* est dispersé au hasard dans son biotope naturel.

L'analyse des histogrammes de la fréquence de taille a été faite par la méthode de Harding (1949). Celle-ci a montré que :

* Il existe trois générations par an si on admet que les adultes de tous les âges appartiennent à la même génération. Après la période de reproduction une quatrième génération apparaît.
* La période de reproduction a lieu de mi-juillet à la fin d'août, quand les premières pluies estivales commencent. Les premières éclosions apparaissent fin juillet ou début août.
* Un an après l'éclosion le grand diamètre de la coquille (D) des escargots est égal à 26 mm et deux ans après, il passe à 33 mm. Ils deviennent sexuellement mâtures quand D > 35 mm, c'est-à-dire 3 ans après l'éclosion.

* La croissance la plus rapide a lieu au printemps.
* La vitesse de croissance des nouveau-nés varie ; elle est liée aux différences des conditions climatiques. Par exemple en 1983, la période sèche a duré moins longtemps qu'en 1984 et 1985 et les nouveau-nés ont grandi plus vite.

Par des observations et calculs réalisés au laboratoire et sur le terrain, il a été trouvé que :

- 95 % d'animaux sont mâtures la troisième année de leur vie. Seulement 5 % sont mâtures deux ans après l'éclosion.
- 75 % des escargots mâtures se reproduisent la troisième année de leur vie ; ils pondent en moyenne 50 oeufs ; 10 % d'entre eux pondent aussi l'année suivante, mais seulement 20 oeufs. 37,5 % des oeufs n'éclosent pas. Le diamètre moyen des oeufs est de 4.43 mm. Le poids moyen de chaque ponte est de 0.43 g. Les nouveau-nés apparaissent en moyenne 20 jours après la ponte. Leur diamètre moyen est égal à 5.57 mm. Il y a 30 % de pertes chez les nouveau-nés. 37.7 % des animaux adultes meurent après la ponte.

Helix lucorum hiberne pendant 4 à 5 mois. Au printemps, la vitesse de croissance des jeunes est très importante. En juin pendant les jours chauds, les adultes forment un épiphragme fin, mais ils n'estivent pas vraiment parce qu'ils sont actifs lorsque les conditions sont favorables. Pendant ce temps, les jeunes restent inactifs. La période de reproduction s'étale de juillet à août quand les premières pluies estivales commencent.

La croissance absolue de *H. lucorum* a été calculée selon la formule de Von Bertalanffy (1938) : $(D_t = D_\infty[1-e^{K\ (t\ -\ to)}]$ (où D_∞ : grand diamètre maximal de la coquille atteint quand le taux de croissance devient nul ; Dt : grand diamètre de la coquille exprimé en mm, au temps t ; K : constante expérimentale de la croissance ; t : âge exprimé en annees; t_o : temps hypothétique auquel n'animal aurait eu un grand diamètre de la coquille nul. De celle-ci nous avons trouvé que *H. lucorum* a besoin de 14 ans pour arriver à son diamètre maximal (48.80 mm). Donc il peut vivre 14 ans ou plus.

Le diagramme de dispersion de critères de grand diamètre de la coquille (D) et des diamètres perpendiculaires du péristome (d, a) a montré que ces critères ne sont pas liés linéairement. Les critères d et a peuvent donner la surface du péristome (P_s = 3.14 d.a) si nous admettons que cette surface est elliptique ou circulaire. L'analyse curvilinéaire a montré que les critères morphométriques D et P_s sont liées par la formule

$$D = bo + b_1\ Ps - b_2\ 1/Ps \rightarrow D = 11.87 + 0.57\ Ps - 9.05\ 1/Ps.$$

Sachant que :

* Les glandes multifides de l'appareil génital se différencient quand D< 22 mm.
* L'ombilic se couvre et que le péristome commence à s'épaissir quand D > 33 mm.
* L'appareil génital est complètement formé et la gonade mâture quand D > 35 mm.

Nous avons examiné si les animaux de $D_1\varepsilon$ [3.19), $D_2\varepsilon$ [19.45] et $D_3\varepsilon$ [3.33); $D_4\varepsilon$[33.45) ont la même vitesse de croissance. Pour chaque groupe la formule citée plus haut a été calculée et il a été trouvé que les courbes respectives s'intersectent pour les deux premiers groupes à D = 22.05 mm et pour les deux autres à D = 36.27 mm. Cela montre que les variations des critères morphométriques de la coquille sont en relation avec les évolutions anatomiques de la gonade.

La table de vie de *H. lucorum* qui a été construite selon LAW (in BEGON and MORTIMER, 1981) et DEEVEY (in SOUTHWOOD, 1966), BIRCH et LAUCHLIN (in SOUTHWOOD, 1966) et RICHARDS et WALOFF (in SOUTHWOOD, 1966), et suivie jusqu'au moment où *H. lucorum* arrive à son diamètre maximal (48.80 mm selon la méthode de Ford-Walford, c'est à dire 14 ans après son éclosion) a montré que :

a) le taux de mortalité (K_x) est plus élevé la première année de sa vie ;

b) Ro (le taux de reproduction brute) est bas (Ro = 0.919) ; ce qui montre que la reussite de reproduction est faible bien que son potentiel reproductif soit élevé. Ce phenomène semble général et lié à la longévité, c'est à dire plus un animal vit longtemps, moins Ro est élevé.

La production annuelle a été calculée selon la méthode de HYNES, corrigée par BENKE (1979), KRUEGER et MARTIN (1980). La formule (a) utilisée et sa variance (b) sont les suivantes :

$$P = \sum_{j=1}^{\alpha-1} [(n_j - n_{j+1})(W_j W_{j+1})^{0.5} + (n_\alpha)(W_\alpha)] \; 365/CPI$$

$$U(P) = \alpha^2 [C_j]^2 U(n_1) + \sum_{j=2}^{\alpha-1} (C_j - C_{j-1})^2 U(n_j) + (W_\alpha - C_{\alpha-1})^2 U(n_\alpha) . (365/CPI)^2$$

(où α : le nombre de classes de fréquence de taille ; nj : le nombre moyen d'individus dans la classe j ; $(W_j W_{j+1})^{0.5}$: moyenne géométrique (G) entre deux classes ; P : la production annuelle moyenne ; UP : la variance de P ; CPI : l'intervalle de la production de la cohorte en jours ; G : moyenne géométrique ; U (nj) : la variance de la classe nj).

Par cette formule, il a été trouvé que la moyenne de la densité annuelle est de 3.39 individus/m^2, la biomasse annuelle de 4.04 g/m^2, et la production annuelle de 5.02 g/m^2. Enfin, le taux de renouvellement de la biomasse (P/B) est égal à 1.24, ce qui est très proche de la valeur qui a été trouvée pour *H.pomatia* qui ressemble beaucoup à *H. lucorum*. Cette valeur semble liée à la longévité, à savoir plus l'animal vit longtemps moins la valeur de P/B est élevée (LAMOTTE et STERN, 1986).

Les études de la consommation alimentaire et du flux d'énergie ont été suivies pendant un an dans des conditions semi-naturelles. Trois types de nourriture ont été utilisés (*Urtica dioica, Petasites albus* et *Lactuca sativa*) pour tous les âges d'animaux et pendant toute la période de leur activité. Pour la transformation des valeurs pondérales en valeurs énergétiques la microbombe calorimétrique de Phillipson a été utilisée. Pour l'expression quantitative de la consommation alimentaire, nous avons utilisé les paramétres suivants :

Taux de consommation par jour = C (mg) / Pan (g).
Taux de production fécale par jour = (F) (mg) / Pan (g).
Taux d'assimilation (A %) = C-F / Pan x 100%.
Production P).
Le rendement d'assimilation = A/I x 100.
Le rendement écologique de croissance = (P/I) x 100.
Le rendement de production = (P/A) x 100.

où C : poids sec de la nourriture consommée (en mg) ; Pan : poids frais de l'animal (en g) ; F : poids sec de fèces (en mg) ; P : quantité de matière organique élaborée dans le corps et dans la coquille de l'animal en un temps donné, I : poids de matière sèche ingérée (en mg) ; A : poids de matière sèche assimilée (en mg).

Ces paramètres variaient selon l'âge des animaux, leur état physiologique, la saison et la qualité de la nourriture.

1) Age :

Ce sont les nouveau-nés qui consomment le plus, indépendamment de la qualité de nourriture ; les qualtités minimales de la nourriture ont été consommées par les adultes, fait qui peut être lié au rytnme métabolique qui diminue avec l'âge.

2) Saison et état physiologique des animaux.

Les valeurs maximales de tous les paramètres sont apparues en mai ou octobre, lorsque les animaux sont les plus actifs. En ce qui concerne uniquement les adultes, ces valeurs maximales s'observent juste avant la période de reproduction.

3) Qualité de nourriture.

Le rendement d'assimilation (A/I) est plus élevé quand les escargots sont nourris par *Lactuca sativa*(82%) et plus bas quand ils sont nourris par *Urtica dioica*(73%) ou *Petasites albus* (59%). Mais le rendement écologique de croissance (P/I) et le rendement de production (P/A) sont de 8.6%, 15.0% pour *P.albus*, 6.5%, 8.8% pour *U.dioica* et 2.8%,3.4% pour *L.sativa*.

Les variations des valeurs des paramètres citées plus haut sont générales et ont été indiquées pour d'autres escargots comestibles (ZEIFERT et SHUTOV.1978 ; LAZARIDOU-DIMITRIADOU et DAGUZAN, 1978 ; CHARRIER et DAGUZAN, 1980 et LAZARIDOU-DIMITRIADOU et KATTOULAS (soumis pour publication).

Enfin l'étude de l'excrétion de *H. lucorum* a montré que cet escargot est une espèce uricotélique. Elle excrète surtout de l'acide urique, bien que toute la chaîne enzymatique de l'acide urique soit complète ; l'enzyme avec l'activité la plus forte est l'uricase, les autres enzymes (allantoïnase, allantoïcase, uréase) ont des activités très basses, fait qui montre que cette chaîne est un rudiment évolutif de leurs ancêtres.

CONCLUSION.

Les faits que *Helix lucorum* L. ait besoin de trois ans pour devenir mâture et prêt à se reproduire, que le taux de reproduction brut est très bas (R_o = 0.919), que le taux de renouvellement de la biomasse est très bas (P/B = 1.24),et la production annuelle moyenne également basse (P = 5.02 g/m^2), montrent la nécessité d'une réglementation efficace afin d'éviter un ramassage irrationnel, mais aussi le besoin de l'élever.

Sachant aussi qu'il n'existe pas de coïncidence temporelle entre les cycles biologiques des différentes espèces d'escargots et que ces cycles sont influencés par la diversité des conditions climatiques des différentes régions de Grèce ou ces escargots sont répartis, il serait nécessaire de mettre en place des réglementations particulières à chacune de ces régions.

Enfin, nos connaissances sur *H.lucorum* peuvent aider à l'organisation de son élevage:

.. Valeur de sa densité moyenne (5 individus / m^2) ;
.. Absence de "Homing" dans les biotopes favorables ;
. Nombre moyen d'oeufs (50.5) ;
.. Ingestion et assimilation selon l'âge, l'état physiologique et les différents types de plantes ;
. Préférence des nouveau-nés pour *L.sativa* ou *U.dioica* , et des juvéniles pour les trois types de plantes (c'est à dire *P.albus* aussi) ;
. Le fait que pendant l'été la consommation chez les adultes est plus élevée lorsqu'ils se nourrissent de *L.sativa* plutôt que de *U. dioica* ou *P.albus*.
.. Quantité journalière de fèces produits.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BEGON, M. et MORTIMER, M., 1981. Population ecology. A unified study of Animals and Plants. Oxford, Blackwell Scientific Publications.

BENKE, A.C., 1979. A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. Limnology and Oceanography, 24, 1 : 168-171.

BERTALLANFY Von, L., 1938. A quantitative theory of organic growth.Human Biology,10,2:181-213

CHARRIER, M. et DAGUZAN, J., 1980. Consommation alimentaire : production et bilan énergétique chez *Helix aspersa* Muller (Gastéropode Pulmoné terrestre). Ann. Nutr. Alim., 34, I :147-166.

ELLIOT, J.M., 1971. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Ph.D. Freshwater biological Association, 25, 1-144.

HARDING, J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution. Journ. Mar. Biol. Association of the United Kingdom, 28,141-153.

KRUEGER. C.C. et MARTIN, F.B., 1980. Computation of confidence intervals for the size-frequency (Hynes) method of estimating secondary production. Limnology and Oceanography, 25, 4 : 773-777.

LAMOTTE, M. et STERN, G., (in press). Les bilans énergétiques chez les Mollusques Pulmonés. Haliotis.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M. et DAGUZAN, J., 1978. Consommation alimentaire. production et bilan énergétique chez *Euparypha pisana* (Müller) (Gastéropode Pulmoné). Ann. Nutr. Alim., 32, 1317-1350.

SOUTHWOOD, T.R.E., 1966. Ecological methods, 391 p. London : Chapman & Hall.

ZEIFERT, D.V. et SHUTOV, S.V., 1978. Role of certain molluscs in the transformation of leaf litter. Ekologiya, 5 : 58-61.

HALIOTIS, 19 (1989) : 129-136.

BEHAVIOURAL PATTERNS OF THE EDIBLE SNAIL *HELIX LUCORUM* L. IN THE DIFFERENT SEASONS OF THE YEAR IN THE FIELD.

par

STAIKOU A., LAZARIDOU-DIMITRIADOU M. and KATTOULAS M.E.
Laboratoire de Zoologie, Departement de Biologie, Université de Thessalonique, 540 06 THESSALONIQUE, GRECE.

ABSTRACT.

Behavioural patterns (activity patterns, homing) of *Helix lucorum* in the field are described, in different seasons of the year. Snails are active not only during the night ; activity depends mostly on humidity and is influenced by photoperiod. In the particular biotope where *H. lucorum* was studied, homing experiments showed that it does not possess a real homing ability.

KEY-WORDS : Activity. Humidity. Photoperiod. *Helix lucorum.*

RESUME. L'ETHOLOGIE DE L'ESCARGOT COMESTIBLE *HELIX LUCORUM* AU COURS DES DIFFERENTES SAISONS DE L'ANNEE, DANS LA NATURE.

L'éthologie (modes d'activité "homing") de *Helix lucorum* dans son biotope naturel est décrite. Les escargots ne sont pas seulement actifs durant la nuit ; leur activité dépend plutôt de l'humidité mais elle est influencée par la photopériode. Dans le biotope où *H. lucorum* a été étudié, on n'a pas trouvé de preuves concernant un homing.

MOTS-CLES : Activité. Humidité. Photopériode. *Helix lucorum.*

INTRODUCTION.

The edible snail *H.lucorum* L. is used extensively as an experimental laboratory research animal in neurophysiological studies. Despite of its value as food there has been no considerable interest in its life cycle and natural history. LAZARIDOU-DIMITRIADOU and SAUNDERS (1986) have shown in the laboratory that the activity of this species is mostly influenced by humidity and daylength while temperature plays a secondary role. BAILEY and LAZARIDOU-DIMITRIADOU (1986), also in the laboratory, revealed a major circadian component in nocturnal activity of *H. lucorum* kept under conditions of constant temperature (20 ± 0.5°C) and high humidity, in different lighting regimes, and a second slower circadian oscillator. However, no studies have been made to determine whether the behaviour observed in the laboratory is repeated in field conditions, too. Additionally, observations during winter visits in the field, showed that snails were usually found hibernating around the roots of the trees. In these places the density of the snails was very high during winter while it was lower at the rest of the year, fact that showed a possible existence of seasonal homing in *H. lucorum*.In the present study seasonal history and behavioural patterns (activity patterns and homing) during the active period of this snail are studied.

METHODS.

All field experiments were carried out in a natural habitat of *H. lucorum* in the Logos region of Edessa (N.Greece) where the ecology and biology of this snail was also studied during the years 1982-1986.

1. Seasonal history.

Data concerning the seasonal history of *H. lucorum* were obtained during monthly visits in the field. Observations and measurements enabled us to construct the pattern of its yearly activity.

2. Activity.

Observations and measurements in the field were carried out in April, August and October 1986, in order to detect any seasonal differences on the activity patterns of this snail. Activity of snails was observed throughout the diel at intervals of 2 hrs. A gasoline lantern and an electric flash were used for illumination during observations at night. Measurements of climatic and biotic factors which might affect the snails' activity directly or indirectly were noted. Humidity was measured with an hygrotest 6400 hygrometer while temperature measurements were taken with special thermocouples of a testoterm 9500 thermometer.

The following measurements were taken :

A - Abiotic.

* Présence or absence of surface moisture on herbs litter or soil ;
* Soil temperature, air temperature, soil surface temperature and vegetation temperature ;
* Relative humidity of the soil, the soil surface, the vegetation and the air.

B - Biotic.

* Temperature of the shell surface of the snails;
* Internal body temperature of the snails.

Snails were recorded as active when they were moving or they had their body extended or inactive when they completely withdrawn into their shells, with or without a mucous membrane over the peristome of the shell.

3. Homing.

Field experiments were carried out in April 1986 and were repeated in October of the same year to investigate movements of snails and find out if this species possesses a real "homing" ability. Homing experiments were not carried out during August, since most of the adult snails were found attached to leaves or to the ground having formed a very thin epiphragm. For all the experiments snails of different age classes were used in order to test if there existed age differences and their positions were marked every two hours.

Three different experiments were carried out

The aim of the first experiment was to test the strength and precision of homing ability of snails displaced at different distances and orientations from the collecting site, under un-biased conditions. This experiment was executed in April and October.

The purpose of the second experiment was to obtain an estimate of the maximum distance

covered by snails ; so, it was executed only in April, since this month is considered to be the most favourable month for snails' activity and growth in Greece (LAZARIDOU-DIMITRIADOU et KATTOULAS, 1985 ; LAZARIDOU-DIMITRIADOU, 1981).

The aim of the third experiment was to examine if snails could overcome obstacles (e.g. a wall) found between their initial position and their new one. This experiment was executed in April, too.

RESULTS.

1. Seasonal history.

Duration of hibernation in *H. lucorum* approaches 5 months. Adult snails enter hibernation at the end of September while juveniles start hibernating at the end of October. During hibernation snails are found buried in the ground, usually at places around the tree roots at a depth of about 3-7 cm with their peristome surface upward orientated. Adults form 2-3 white calcareous epiphragms, while newly hatched individuals aging 3-4 months form only one epiphragm. Cessation of hibernation happens in the middle of March. Juveniles emerge earlier than adults. During spring time all snails are active and show their highest growth rate. In summer adults form a thin mucous membrane over the surface of their peristome and are found attached to leaves. Reproductive period starts in mid July or the beginning of August, immediately after the first summer rainfalls, and lasts about two months. After the end of the reproductive period, adult snails start preparing for hibernation.

2. Activity and snails'body temperature.

a) From the diel pattern of snails activity and of abiotic conditions in the Logos region during the months of April, August and October the following conclusions may be drawn : The active phase coincides with the dark phase of the diel througout the year. Snails become active after sunset but the time intervall between sunset, and the beginning of the active phase varies with the season.

Diurnal activity was noticed in October, during rainy weather and in April when relative humidity was high. Also in April, active snails became inactive at times of night when strong wind prevailed and were reactivated when the wind stopped. In summer most adult snails did not show any kind of activity during the diel, having formed an epiphragm and been hidden among the vegetation.

b) No difference between the temperature of the shell and the internal body temperature was detected. Body temperature generally followed the temperature of the leaves and the surface of the ground. Differences between body temperature and temperature of the leaves and ground are more pronounced during morning hours of shiny days as in April (Fig. 1) and August ; almost no differences are observed in October.

3. Homing.

Experiment I.- In April 1986, 89 % of the snails used in the experiment were found again and their positions were marked. After 48 hours 40 % of these snails had moved towards the collecting site and 60 % had moved towards other directions (Table I). The situation in

October was somewhat similar, with 35 % of the snails moving towards the collecting site and 65 % towards other directions (Table 1). When data are analyzed only for one variable e.g. distance or age, one can see that the existing homing ability is almost completely lost at distances greater than 5 m and also this albility is not so pronounced in juveniles while the trend is stronger in adults .

Experiment II.

18 snails of the 20 initially marked were found again after 48 h, at various directions within a distance of 2 m from the release point.

Experiment III.

The snails made no movements towards the collecting sites. 48 hours later, they were all found resting on the leaves almost at the same places where they were initially placed.

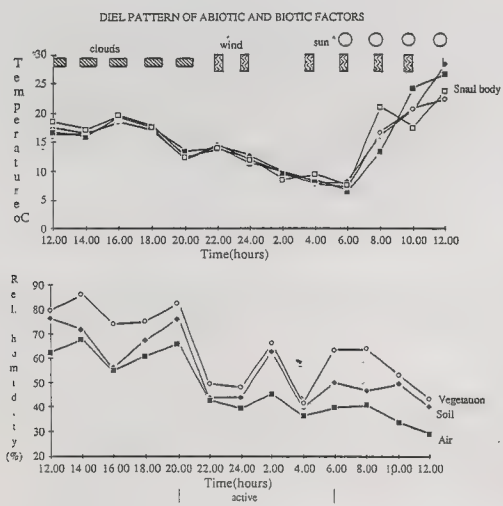


Fig. 1 - Diel pattern of abiotic and biotic factors in the Logos region of Edessa in April 1986.

Tableau I

Percentages of snails which moved towards the collecting site (+) or towards other directions (-) after 48 h in April and October 1986. Data concerning homing behaviour. 1) in relation to age of snails ; 2) to distance of the release points from the collecting site.

DATA		APRIL	OCTOBER
Number of snails marked		81	54
Number of snails found		72 (89%)	49 (91%)
1. Age (% of snails moved			
(+) or (-))	D=15.49	(+29%)	
		(-71%)	D=24.45 (+28%)
	D=28.04	(+24%)	(-72%)
		(-76%)	D > 35 (+42%)
	D > 35	(+65%)	(-58%)
		(-35%)	
2. Distance of the	2m	(+56%)	(+50%)
release points		(-44%)	(-50%)
from the collecting	5m	(+46%)	(+35%)
site (% of snails		(-54%)	(-65%)
moved (+) or (-))	10m	(+17%)	(+19%)
		(-83%)	(-81%)
Total percentage of snails moved (+)		40%	35%
Total percentage of snails moved (-)		60%	65%

DISCUSSION.

I. Seasonal history.

The seasonal history of *H. lucorum* is somewhat similar to the ones reported for *H. aspersa* (BAILEY, 1975) and *H. pomatia* (POLLARD, 1975) in England, for *C. nemoralis* (LAMOTTE, 1951) *in* N. France and for *A. profunda* (BLINN, 1963) in Illinois U.S.A. The aperture -upward orientation of *H. lucorum* during hibernation is characteristic for the mesophilic species of snails. The inactivity of adult snails during early summer cannot be regarded as real aestivation, since snails become active whenever the weather conditions become favourable. Reproductive period in the middle of summer is reported for the first time in Greece ; most of the snails species reproduce during autumn, which is more favourable season for them. According to CAMERON (1970) the behavioral responses of each species reflects selection maximizing activity under favourable conditions balanced against selection minimizing the risk of death by dehydration. He suggests that in snails occupying damp habitats maintaining activity during dry seasons might be favoured despite high water loss rates because dry

periods would probably be of short duration. According to this opinion the very damp habitat of the Logos region justifies the time during which the snails' reproductive period occurs.

II. Activity.

BAILEY (1975) working with *H. aspersa* in the field found that nocturnal locomotor activity is of fairly constant length and keeps phase with the changing time of sunset. This also seems to be the case with *H. lucorum* and explains the extension of the nocturnal activity phase beyond daybreak during the short summer nights as well as the cessation of activity immediately after daybreak during wet weather in autumn. However, strong winds rapidly reduce the relative humidity of the soil surface and vegetation while they do not have any marked effect on temperature (Fig. 1). The lowering of the relative humidity, provokes a decrease in nocturnal activity of *H. lucorum*.

The nocturnalism of most terrestrial pulmonates is very well known but in most species it is not as strict as often assumed. Daytime activity in response to early morning dew or to wet weather has been observed by many authors (BLINN, 1963 ; POLLARD, 1975 ; BAILEY, 1975). The daytime activity of *H. lucorum* observed in April was probably due to the increase of the relative humidity and the lowering of the temperature because of clouds (62-80 %, 16-19°C) (Fig. 1). The important role that relative humidity plays on the snails' activity is noted by LAZARIDOU-DIMITRIADOU and SAUNDERS (1986).

According to Wells (1944) the immediate mechanism of activation of snails during rain is not the hydration of body tissues, but a sensory stimulation. CADART (1955) claimed that *H. pomatia* and *H. aspersa* are prevented from becoming active during heavy rain by the force of rain drops striking sensitive tentacles, and BLINN'S (1963) observations on *H. thyroidus* are in accordance with those of CADART. Daytime activity of *H. lucorum*, observed during rainy weather in October could very well be inducedby the striking of rain drops on the snails' shell. The fact though that even in such conditions of high humidity, the major activity of snails was held back until after sunset, gave evidence of a evidence of a circadian locomotor rhythm depending on photoperiod and especially on the onset of darkness. This conclusion is strongly supportes by the work of BAILEY and LAZARIDOU-DIMITRIADOU (1986) which established the existence of a circadian locomotor rhythm in *H. lucorum*, depending mainly on the ability of snails to measure daylength by using a circadian oscillator.

There is a general tendency for the snails' body temperature to be almost similar to the temperature of the leaves or ground surface (Fig. 1). They are usually found either on the ground or on the leaves. In hot summer days when temperature of the ground is high, snails maintain their body temperature at a lower level by hiding themselves among vegetation and avoiding exposing themselves to direct solar radiation

III. Homing.

The small number of snails which moved towards the collecting sites gives no clear evidence of homing in *H. lucorum* in the particular environment where it was studied. Results of experiment III also come to support this conclusion. These results are in agreement with those of LAZARIDOU-DIMITRIADOU (1978) for *T. pisana* but do not coincide with the conclusions of POLLARD (1975) who gave evidence for a homing ability in *H. pomatia* over short distances

and those of ROLLO and WELLINGTON (1980) who reported accurate diurnal homing in *C. nemoralis* The almost complete disappearance of any homing ability at distances over 5 m though, is somewhat similar to the disappearance of homing ability of *H. pomatia* over 20 m reported by POLLARD (1975). Also the greater percentage of adults exhibiting a movement towards the collecting site in October and in April could be attributed to the strong wind that prevailed in April or to low temperatures that prevailed in both months during the time of activity of the snails (Fig.1).

Apart from differences in the homing behaviour among various species of terrestrial gastropods, differences in homing behaviour of the same species in different biotopes have also been reported. RICHTER (1976) found no evidence of diurnal homing of *Ariolimax columbianus* in woodland, while INGRAM and ADOLPH (1943), and ROLLO and WELLINGTON (1981) found strong evidence of accurate homing to specific locations, of this slug studied in open habitats where temperatures and evaporation rates were more extreme than in woodland. The poor homing ability exhibited by *H. lucorum* in the present study might be connected with the particularly favourable environment of the Logos region. Snails do not suffer extreme temperatures (Fig.1) or evaporation rates (relative humidity was generally never less than 35 %) and vegetation covers the whole area. In such a favourable environment it may be assumed that snails need not exhibit homing behaviour to shelter themselves after feeding or mating during the night. Further studies in different and somewhat less favourable biotopes might perhaps show homing ability in this species.

This work must be considered as the first results of a fiel observation on *Helix lucorum*; there is also field observations on other snails, such as those of BLANC and BUISSON (1980) on the Roman snail, *Helix pomatia* L.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BAILEY, S.R., 1975. The seasonal and daily patterns of locomotor activity in the snail Helix aspersa Müller, and their relation to environmental variables. Proc. malac. Soc. London, 41 : 415-428.

BAILEY, S.R. et LAZARIDOU-DIMITRIADOU M., 1986. Circadian components in the daily activity of Helix lucorum L. from Northern Greece. J. Moll. Stud.,52 : 190-192.

BLANC, A. et BUISSON, P., 1980. Les activités quotidiennes d'une population d'escargots de Bourgogne dans la nature. Haliotis, 10 , n° 1 : 29-32.

BLINN, W.C., 1963. Ecology of the land snails Mesodon thyroïdus and Allogona profunda. Ecology, 44, n°3 : 498-505.

CADART, J., 1955. Les escargots. Lechevalier. PARIS.

INGRAM, W.M. et ADILPH, H.M., 1943. Habitat observations of Ariolimax columbianus Gould. Nautilus, 56 : 96-97.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M. 1978. Contribution à l'écophysiologie d'un Gastéropode Pulmoné dunicole : Euparypha pisana (Müller) du littoral armoricain. Thèse Doct. de 3ème cycle, RENNES.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M., 1981. Contribution à l'étude biologique et ecologique des escargots Cernuella virgata (Da Costa) et Xeropicta arenosa Ziegler (Gastreropoda, Pulmonata) vivant sur les microdunes de Potidea, Chalkidiki (Grèce du Nord). Vè Convegno Nationale della Societa Malacologica Italiana : 73-83.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M. et KATTOULAS, M., 1985. Comparaison du cycle biologique et de la croissance d'Eobania vermiculata (Müller) dans la nature et dans des conditions experimentales. Bull. Soc. Zool. France, 111 (1-2) : 99-104.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M. et SAUNDERS, D.S., 1986. The influence of humidity, photoperiod and temperature on the dormancy and activity of Helix lucorum L. (Gastropoda, Pulmonata) J. Moll. Stud., 52 : 180-189.

POLLARD, E., 1975. Aspects of the ecology of Helix pomatia. J. Anim. Ecol., 44 (1) : 305-330.

RICHTER, K.O., 1976. The foraging ecology of the banana slug Ariolimax columbianus Gould (Arionidae). PH.D. Thesis, University Washington, Seattle.

ROLLO, D., et WELLINGTON, W.G., 1981. Environmental orientation by terrestrial Mollusca with particular reference to homing behaviour. Can. J. Zool., 59 : 225-239.

WELLS, G.P., 1944. The water relations of snails and slugs : II. Factors determining activity in Helix pomatia L. J. Exp. Biol., 20 (2) : 79-87.

HALIOTIS, 19 (1989) : 137-141.

CONTRIBUTION A LA REPRODUCTION DE L'ESCARGOT COMESTIBLE *HELIX POMATIA RHODOPENSIS*, KOBELT (1906) VIVANT DANS LA GRECE DU NORD-EST.

par

HATZIIOANNOU,M., ELEUTHERIADIS, N., LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M. et KATTOULAS, M.E.
Laboratoire de Zoologie, Département de Biologie, Université de Thessalonique, 540 06 THESSALONIQUE, GRECE.

ABSTRACT : CONTRIBUTION ON THE REPRODUCTION OF *HELIX POMATIA RHODOPENSIS*, KOBELT (1906) LIVING IN THE NORTH-WEST OF GREECE.

The beginning of the reproductive period of *Helix pomatia rhodopensis* Kobelt (1906) in the northeastern Greece, the southernmost limit of its repartition, is strongly influenced by the altitude. This period in the lower altitudes starts in April while in the highest altitudes (740 m) it starts in mid-July. During this period the climatic conditions are extremely favourable.

This snail lays 48.23 ± 13.05 eggs (mean ± standard deviation). The mean egg diameter is 6.23 ± 0.37. Hatching takes place about 20 days after egglaying. The percentage of the hatched eggs is 32.5 ± 17.5 %. The mean largest shell diameter of the hatchlings is 6.45 ± 0.43 mm.

The beginning of the reproductive period for other edible snails in Greece (*Helix lucorum, Helix aspersa, Eobania vermiculata)* does not coïncide with that of *H. pomatia*.This difference is probably connected with the diversity of climatic conditions of the region of the country.

KEY-WORDS : Reproduction. Altitude. *Helix pomatia.*

RESUME :

L'altitude semble avoir un rôle important sur la reproduction de *Helix pomatia rhodopensis* Kobelt (1906) en Grèce du nord-est, limite sud de sa répartition. La période de reproduction commence en avril dans les stations situées en basses altitudes et se termine mi-juillet aux altitudes plus élevées, période pendant laquelle les conditions climatiques sont très favorables

Les escargots pondent 48.23 ± 13.05 oeufs (moyenne ± erreur standard). Le diamètre moyen des oeufs est égal à 6.23 ± 0.37 mm. Le pourcentage des oeufs éclos est 32.5 ± 17.5 %. Le grand diamètre de la coquille des nouveau-nés est égal à 6.45 ±0.43 mm.

Si on compare ces données avec celles des autres escargots comestibles de Grèce (*H. lucorum, H. aspersa* et *Eobania vermiculata)*, il semble qu'il n'existe pas de coïncidence temporelle par rapport à leurs cycles ; différences qui sont liées avec la diversité des conditions climatiques des régions où ces escargots sont répartis.

Pour ces raisons, il serait nécessaire de mettre en place des réglementations particulières pour chaque espèce et pour chaque région.

MOTS-CLES : Reproduction. Altitude. *Helix aspersa.*

INTRODUCTION.

Helix pomatia L. un des escargots les plus communs en Europe autrefois, est devenu rare de nos jours. Les raisons pour lesquelles il a disparu sont liees au continuel ramassage d'autrefois et au manque de réglementation pour sa protection (REAL et TESTUD, 1980 ; GODAN, 1983).

En Grèce, *Helix pomatia rodhopensis* Kobelt (1906) se trouve uniquement dans les chaînes montagneuses situées près de la Bulgarie et de la Yougoslavie, c'est-à-dire respectivement dans les régions de Rhodope et de Paiko qui semblent être sa limite sud de répartition.

L'étude de la reproduction de cette spèce est réalisée dans la région de Rhodope et plus spécialement près de Ehinos, proche de la Ville de Xanthi (Fig. 1).

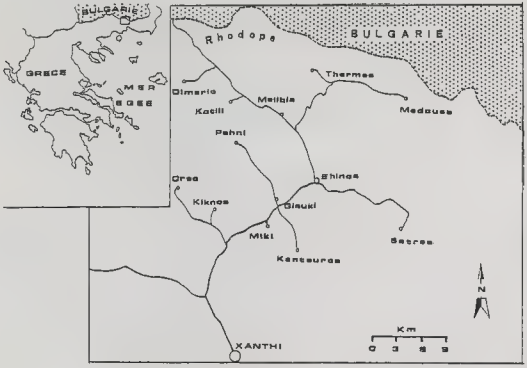


Fig. 1 - Carte de la région de Ehinos où se trouvent les populations de *Helix pomatia rhodopensis*.

RESULTATS ET DISCUSSION.

Le climat de la région est humide. D'après le diagramme ombrothermique de Gaussen, la période sèche des quatre dernières années enregistrée à Ehinos, est extrémement courte et apparaît en août et septembre (Fig. 2). Les animaux se trouvent à proximité des ruisseaux ombragés, dans les cimetières ou dans les décharges.

Nous avons suivi d'une manière générale 13 populations différentes de *H. pomatia* se trouvant dans diverses localités de la région de Ehinos, afin de comparer leurs périodes de reproduction. Cependant, l'étude concerne plus spécialement trois villages d'altitudes différentes, c'est-à-dire Ehinos (310 m), Glauki (541 m) et Dimario (740 m).

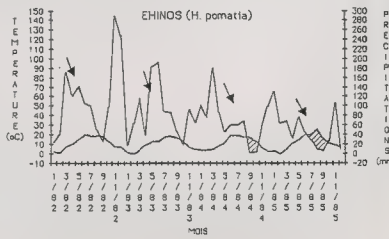


Fig. 2 - Diagramme ombrothermique de la région de Ehinos pour la période Janvier 1982 - Décembre 1986.
(Les flèches indiquent la période de reproduction ; en hachuré : période sèche).

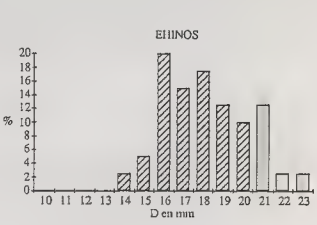
La différence d'altitude semble jouer un rôle important sur la précocité du cycle de reproduction lorsque les microbiotopes des escargots sont identiques. Autrement, c'est le microbiotope qui joue le rôle principal pour l'apparition des premiers accouplements. A Ehinos les premiers accouplements apparaissent début avril, à Glauki fin avril et à Dimario début mai.

En Europe, les accouplements de *H. pomatia* commencent plus tard (LOMNICKI, 1971 ; POLLARD, 1975 ; WOYCIECHOWSKI, 1980 ; STEPCZAK et al., 1982) qu'en Grèce, fait qui peut être expliqué par les différences climatiques.

Le temps qui s'écoule entre les accouplements et les pontes est variable. Le maximum de pontes est enregistré entre le 10 et 20 mai à Ehinos et entre le 15 et 25 juin à Dimario et Glauki. Les escargots pondent 48.23 ± 13.05 oeufs (moyenne ± erreur standard pour 14 pontes) Le diamètre moyen des oeufs pour 8 pontes est égal à 6.23 ± 0.37 mm. L'éclosion a lieu environ 20 jours après la ponte. Le pourcentage des oeufs éclos pour 3 pontes est de 32.5 ± 17.5 %. Le grand diamètre de la coquille de 60 nouveau-nés est D = 6.45 ± 0.43 mm.

La relation entre l'apparition des premiers accouplements et l'altitude est montrée plus clairement si on compare les moments de l'apparition des nouveau-nes et leur taux de croissance. Ainsi, le 8 juin, le grand diamètre moyen de la coquille (D) des nouveau-nés, est égal à 15.27 ± 1.69 mm à Ehinos (moyenne ± erreur standard), et à 10.87 ± 0.45 mm à Dimario. Le 13 juillet à Ehinos, D = 17.88 ± 1.64 mm et à Dimario D= 13.06 ± 2.68 mm (Fig.3).

Comparant ces données avec celles des cycles biologiques des autres escargots comestibles de Grèce (*H. lucorum*, *H. aspersa* et *Eobania vermicularia*), il semble qu'il n'existe pas de coïncidence temporelle par rapport à leurs cycles ; différences qui sont liées avec la diversité des conditions climatiques des régions dans lesquelles ces escargots se trouvent (Fig.4).



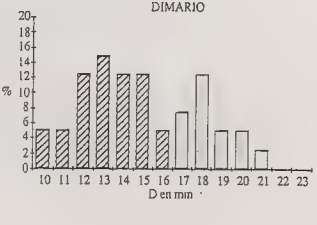


Fig. 3 - Pourcentage des nouveau-nés de taille différente à Ehinos (310m) et Dimario (740m) le 13 juillet 1987 (D : grand diamètre de la coquille de *H. pomatia*; en hachuré : la nouvelle génération ; en pointillé : la génération de l'année précédente).

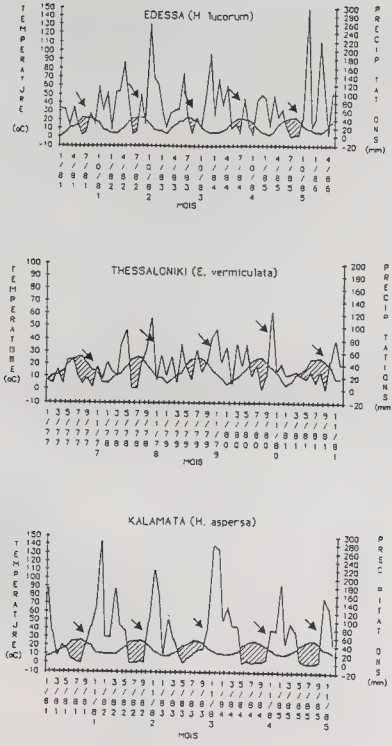


Fig. 4 - Diagrammes ombrothermiques des régions de Edessa, Thessaloniki et Kalamata pour les périodes janvier 1981-mai 1986, janvier 1977-décembre 1981 et janvier 1981-décembre 1985. (Les flèches indiquant la période de reproduction ; en hachuré : période sèche).

CONCLUSION.

La reproduction de *H. pomatia rhodopensis* en Grèce du nord-est commence en avril dans les localités situées en basses altitudes et se termine mi-juillet aux altitudes plus élevées, période pendant laquelle les conditions climatiques sont très favorables (Fig. 2).

Ainsi, à cause de différences des cycles biologiques des escargots comestibles de Grèce, il serait nécessaire de mettre en place des réglementations particulières pour chaque espèce et chaque région. En particulier, pour *H. pomatia*, qui est protégé en Europe de l'ouest et qui est ramassé d'une façon abusive depuis quelques années en Rhodope, sa protection pourrait être realisée facilement dans cette région pour des raisons religieuses (les villageois musulmans ne les ramassent pas) et par le fait que cette région frontalière étant très surveillée, le ramassage des escargots par d'autres personnes peut être facilement surveillé.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

CODAN, D., 1983. Pest slugs and snails. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, New-York.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M., KATTOULAS M. et STAIKOV, A., 1983. Searching for the factors that provoke differences in size and weight of snails (*H. aspersa* Müller)from two different populations, one from the island of Crete and the other from Peloponnesos (Greece). J. moll. Stud., Suppt., 12A : 89-93.

LOMNICKI, A., 1971. Population structure and regulation of population size of the Roman snail *(H. pomatia)* and some problems of it's conservation. Ochr. Przyr.,36 : 189-255.

POLLARD, E., 1975. Aspects of the ecology of *H. pomatia* L. J. Anim. Ecol., 44 : 305-329.

REAL, G. et TESTUD M., 1979. Données préliminaires sur les Mollusques continentaux protégés ou réglementés en France. Haliotis, 10,1 : 75-86.

STEPCZAK, K., LAWNICZAK, H. et WIECAND, A., 1982. 24-hours activity and seasonal activity of Roman snail (*Helix pomatia* L.) Poznan Tow Przyj. Nauk Wydz Mat-Przyr Pr Kom Biol., 66, 13-55.

WOYCIECHOWSKI, M., 1980. Experimental studies of the exploitation and overcrowding of a natural population of the Roman snail, *Helix pomatia* L. Ekol. Pol., 28, 3 : 401-421.

HALIOTIS, 19 (1989) : 143-152.

ORIGINE ET IMPORTANCE DES DIFFERENCES AFFECTANT LA FORME ET LA TAILLE DES OEUFS CHEZ L'ESCARGOT PETIT-GRIS (*HELIX ASPERSA* MULLER).

par

Luc MADEC

Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (I.N.A. INRA), Université de RENNES I, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : ORIGINE AND IMPORTANCE OF DIFFERENCES AFFECTING SIZE AND WEIGHT OF BROWNSNAIL'S EGGS.

At first, we remark existence of a significative relationship between eggs form and geographic origine of brownsnails : "ovoïd" eggs percentage seems indeed to be dependant of individual size: 53,8 % of ovoïd eggs collected in boxes rearing snails of "La Réunion" (D = 27,0 mm)and only 2 % in boxes rearing snails of "Toulouse" (D = 33,6 mm).

After study of relationsnips beetween weight and diameters of eggs, we test intra- and inter-population differences relative to eggs weight.

RESUME :

Il semble exister une liaison entre la forme des oeufs et l'origine géographique des reproducteurs : le pourcentage d'oeufs ovoïdes paraît lié à la taille des individus : 53,8 % d'oeufs ovoïdes recueillis dans les enceintes contenant des escargots de la Réunion (D = 27,0 mm) , 2 % dans celles renfermant des escargots de Toulouse (D = 33,6 mm). L'existence d'une relation entre le poids et le diamètre des oeufs permet de ne retenir que le paramètre poids dans cette étude. Les différences intra et inter-population affectant le poids de l'oeuf sont analysées. Nous remarquons ainsi d'étroites relations entre poids de l'oeuf, taille de la ponte et taille du pondeur, relations dont la nature dépend de l'origine géographique des animaux.

KEY-WORDS : egg, geographic variability, *Helix aspersa.*

MOTS-CLES : Oeuf, variabilité géographique, *Helix aspersa.*

INTRODUCTION.

Si les premières étapes du cycle reproducteur d'*Helix aspersa* (accouplement,ponte) sont aujourd'hui relativement bien connues, peu d'études se sont plus précisément intéressées à l'oeuf. Citons cependant, les travaux de GUEMENE et DAGUZAN (1982, 1983), LE CALVE (1985), qui cernent, de manière précise, plusieurs problèmes liés à l'écophysiologie de l'oeuf d'*Helix aspersa,* ceux de BOLE-RICHARD et al. (1983), WILBUR et TOMPA (1979), mettant en évidence quelques aspects physiologiques de l'oeuf au niveau moléculaire. Les variations des dimensions de l'oeuf, de la ponte et du pondeur en relation avec le cycle biologique de l'espèce en milieu naturel ont également été envisagées chez quelques espèces de la famille des Helicidae (PEAKE, 1978 ; GOODFRIEND, 1986) : elles permettent la mise en évidence de "stratégies" de reproduction étroitement associées au cycle de l'espèce.

La présente étude est destinée à préciser, à la suite de deux autres travaux (MADEC et DAGUZAN, 1987 I et II), la nature des relations qui existent, selon l'origine géographique des animaux, entre la taille et la forme de l'oeuf, le nombre d'oeufs de la ponte et la taille du pondeur.

TECHNIQUES ET METHODES.

Les escargots utilisés proviennent de quatre localités différentes : Toulouse (Haute-Garonne), BELMONT (Jura), St-Denis (La Réunion), Alger (Algérie). Les oeufs sont recueillis à l'intérieur de pots de ponte remplis d'une terre maintenue humide. Ils sont ensuite dénombrés (coefficient de fécondité), puis deux ou trois mesures sont effectuées sur trente d'entre eux pour chaque ponte :

- une pesée grâce à une balance électronique "Mettler" (précision : 10^{-3} g) ;
- une mesure du diamètre (D_S) pour les oeufs sphériques, des grand et petit diamètres (D_o,d) pour les oeufs ovoïdes, à l'aide d'un comparateur au 1/100ème de mm (l'oeuf étant généralement limité par deux types de surface : la sphère et l'ellipsoïde).

Une fois mesurés, les oeufs sont replacés dans le pot de ponte où le nid est facilement reconstitué à l'aide d'un doigt, puis ce pot, recouvert d'une plaque de plexiglass transparent, est placé dans un incubateur, armoire hermétique comportant plusieurs étagères recouvertes d'une mousse synthétique maintenue humide sur laquelle sont disposés les pots de ponte (DAGUZAN, 1984). Les valeurs des paramètres climatiques caractérisant cet incubateur sont les suivantes : température : 20 $\pm$ 1°C ; Humidité relative : 80 $\pm$ 5 % Hr ; Photopériode : 12h photophase/12h scotophase.

Les nouveau-nés, du fait d'un géotropisme négatif, viennent se coller sous la plaque de plexiglass et peuvent être facilement récupérés.

Les résultats concernant les pontes parasitées (Nématodes ou champignons) ne sont pas pris en considération. La distribution des paramètres utilisés dans cette étude (poids et diamètres des oeufs) étant normale, l'exploitation statistique des données fera surtout appel à des tests paramétriques.

RESULTATS.

A - Forme, taille et poids des oeufs.

1. Fréquence des oeufs ovoïdes selon l'origine géographique des reproducteurs.

Les pourcentages de pontes avec oeufs ovoïdes sont significativement différents selon l'origine géographique des reproducteurs (χ^2 = 23,7 > 12,84 pour α = 0,005) ; de plus, un test de contraste (S.T.P.) indique, au seuil α = 0,05, une relative homogénéité pour les lots provenant d'Algérie, de Toulouse et de Belmont, lesquels se détachent significativement de l'échantillon réunionnais, pour lequel 15 pontes sur 16 contiennent des oeufs ovoïdes.

Les comparaisons des pourcentages d'oeufs ovoïdes dans les pontes qui en contiennent, recueillies dans les quatre échantillons, soulignent des différences significatives (χ^2= 73 > 12,84 pour α = 0,005) accentuant les écarts enregistrés précédemment. (Tabl. I).

Si les pourcentages d'oeufs ovoïdes par ponte sont relativement homogènes dans les lots algérois et toulousain (différences non significatives), il existe de grandes variations quant aux pourcentages calculés pour les lots de Belmont (de 3,3 à 76,7 %) et de la Réunion (de 23,3 à 100 % d'oeufs ovoïdes).

Finalement, les différences enregistrées conduisent à des variations du pourcentage du nombre total d'oeufs ovoïdes par rapport au nombre total d'oeufs recueillis allant de 1,9 % (Toulouse) à 53,8 % (St-Denis).

Tableau I

Variations des pourcentages d'oeufs ovoïdes dans chacun des échantillons considérés.

Origine / Paramètres	TOULOUSE (Bte Garonne - France)	BELMONT (Jura-France)	St DENIS (La Réunion - France)	ALGER (Algérie)
Nombre de pontes considérées	38	27	16	9
Pourcentage de pontes avec oeufs ovoïdes	23,7	55,8	93,6	33,3
Pourcentage d'oeufs ovoïdes par ponte en contenant	8,1	24,2	57,4	15,5
Pourcentage d'oeufs ovoïdes par rapport au nombre total d'oeufs recueillis	1,9	14,3	53,8	5,2

2. Relation entre forme de l'oeuf et taille de l'escargot reproducteur.

Dans les pontes issues des reproducteurs réunionnais qui sont assez nombreuses et contiennent suffisamment d'oeufs ovoïdes pour envisager un test statistique, en l'occurence le coefficient de corrélation de rang de Kendall, le nombre d'oeufs ovoïdes est significativement corrélé ($\tau = 0,49$; $Z\tau = 2,54 > Z\alpha/_2 = 1,96$ pour $\alpha = 0,05$) au grand diamètre de la coquille.

Tableau II

Comparaison des diamètres des oeufs sphériques et ovoïdes issus des pontes déposées par les escargots Petits-gris réunionnais.

N° de la ponte	Nombre d'oeufs ovoïdes	Oeufs ovoïdes		Nombre d'oeufs sphériques	Oeufs sphériques	test t de Student	
		d (mm)	Do (mm)		Ds (mm)	Do/Ds	d/Ds
1	11	3,63 ± 0,08	4,13 ± 0,14	19	3,89 ± 0,19	2,04 (NS)	2,57 (**)
2	7	3,49 ± 024	4,08 ± 0,13	23	3,71 ± 0,19	2,79 (**)	1,30 (NS)
3	9	3,91 ± 0,15	4,62 ± 0,17	21	4,23 ± 0,20	2,66 (*)	2,23 (*)
4	11	3,12 ± 0,13	3,76 ± 0,22	19	3,26 ± 0,19	3,28 (**)	1,30 (NS)
5	10	3,63 ± 0,08	4,24 ± 0,16	20	3,76 ± 0,08	9,29 (***)	5,08 (***)
6	20	3,06 ± 0,19	3,62 ± 0,15	10	3,23 ± 0,16	4,45 (***)	1,33 (NS)
7	13	3,87 ± 0,14	4,28 ± 0,09	17	4,14 ± 0,13	3,11 (**)	4,11 (***)
8	12	3,78 ± 0,23	4,30 ± 0,14	18	4,03 ± 0,14	3,73 (***)	2,08 (*)
9	26	3,64 ± 0,20	4,25 ± 0,19	4	4,06 ± 0,06	1,11 (NS)	2,20 (*)
10	17	3,39 ± 0,20	4,21 ± 0,27	13	3,80 ± 0,18	1,96 (NS)	3,11 (**)
11	22	3,50 ± 0,13	4,30 ± 0,17	8	3,78 ± 0,05	5,91 (***)	8,7 (***)
12	28	3,42 ± 0,15	4,14 ± 0,14	2	3,63 ± 0,32	2,95 (**)	1,12 (NS)
13	10	3,41 ± 0,10	4,02 ± 0,13	20	3,39 ± 0,06	21,17 (***)	0,91 (NS)

(NS) : différence non significative ; (*) : $P < 0,05$; (**) $P < 0,01$; (***) $P < 0,001$ ($\bar{m} \pm \sigma$)

3. Comparaison des diamètres des oeufs ovoïdes avec celui des oeufs sphériques.

Le petit diamètre des oeufs ovoïdes n'est pas, bien que toujours inférieur, sensiblement différent de celui des oeufs sphériques (Tabl. II). La signification des résultats est bien plus sensible entre grand diamètre des oeufs ovoïdes et diamètre des oeufs sphériques, lequel est dans 9 cas sur 13, très significativement inférieur au précédent.

4. Comparaison du poids des oeufs ovoïdes avec celui des oeufs sphériques issus d'une même ponte.

Quelle que soit la ponte considérée et l'origine géographique du reproducteur, il n'existe pas de différence significative entre le poids des oeufs ovoïdes et celui des oeufs sphériques issus d'une même ponte (Tabl. III). Cette différence semble cependant s'accentuer en faveur des oeufs ovoïdes lorsque la taille des reproducteurs augmente.

Le poids moyen de l'ensemble des oeufs ovoïdes recueillis dans chacun des lots étudiés est en revanche significativement inférieur à celui des oeufs sphériques.

Tableau III

Comparaison des poids respectifs des oeufs ovoïdes et sphériques issus d'une même ponte

Origine	Poids des oeufs ovoïdes (en mg)	n1	Poids des oeufs sphériques (en mg)	n 2	test t de student
St DENIS					
1	28,6 ± 1,4	11	28,7 ± 2,1	19	NS
2	28,6 ± 3,1	7	28,1 ± 2,8	23	NS
3	39,9 ± 2,3	9	39,5 ± 2,9	21	NS
4	21,2 ± 2,4	20	19,9 ± 3,0	10	NS
5	32,5 ± 2,6	13	35,1 ± 2,1	17	NS
BELMONT					
1	38,9 ± 3,4	22	37,5 ± 4,4	8	NS
2	37,0 ± 4,3	8	39,9 ± 4,4	22	NS
3	30,7 ± 2,0	11	27,1 ± 2,9	19	NS
4	43,0 ± 3,2	10	43,9 ± 2,6	20	NS
5	20,9 ± 1,4	5	20,2 ± 1,5	25	NS
TOULOUSE					
1	28,5 ± 2,7	4	27,8 ± 2,5	26	NS
2	26,0 ± 1,6	4	24,7 ± 2,2	26	NS
3	44,0 ± 3,3	4	34,0 ± 3,9	26	NS
ALGER					
1	41,7 + 3,5	4	38,5 + 3,3	26	NS
2	43,0 + 0,9	4	38,6 + 4,8	24	NS
3	41,0 + 2,7	5	39,7 + 3,0	25	NS

($\bar{m} \pm \sigma$)

5. Croissance relative du poids des oeufs sphériques en fonction de leur diamètre, selon l'origine géographique des pondeurs.

Cette étude porte sur 17 pontes, soit de 3 à 5 pontes extraites au hasard de chacun des 4 échantillons . Les résultats permettent de constater que les caractéristiques de cette croissance sont identiques pour les lots de Toulouse, Belmont et St-Denis. La comparaison des pentes des axes majeurs réduits les plus différents α_{3A} / α_{1B} fournit une valeur de Z égale à 2,56 supérieure à $Z_{\alpha/2} = 1,96$ pour $\alpha = 0,005$. Mais s'agissant là des valeurs extrêmes et considérant que l'échantillon algérois possède également une ponte dont la croissance relative du poids des oeufs par rapport à leur diamètre est caractérisée par une pente de 1,64, nous estimons que cette croissance relative est identique, quelles que soient la ponte considérée et l'origine géographique des reproducteurs. Dans la suite de notre étude, nous ne considérons que le poids des oeufs dans nos comparaisons entre pontes d'un même échantillon ou d'échantillons différents.

Tableau IV

Caractéristiques de la croissance relative du poids des oeufs (p) en fonction de leur diamètre (d), selon l'origine géographique des pontes considérées (coordonnées logarithmiques).

Origine	$\overline{\log d}$	$\overline{\log p}$	$\sqrt{\log d}$	$\sqrt{\log p}$	pente de l'axe majeur (α)	r
TOULOUSE						
1	1,52	1,38	0,019	0,033	1,71	0,98
2	1,56	1,46	0,023	0,043	1,87	0,98
3	1,51	1,39	0,022	0,039	1,77	0,87
4	1,59	1,47	0,019	0,034	1,79	0,96
5	1,59	1,53	0,016	0,029	1,81	0,97
BELMONT						
1	1,53	1,33	0,028	0,045	1,61	0,94
2	1,63	1,61	0,026	0,043	1,65	0,85
3	1,60	1,51	0,023	0,040	1,74	0,97
4	1,54	1,38	0,020	0,038	1,92	0,90
5	1,59	1,52	0,020	0,037	1,87	0,93
St DENIS						
1	1,54	1,44	0,038	0,022	1,73	0,96
2	1,62	1,59	0,021	0,035	1,67	0,94
3	1,53	1,36	0,018	0,031	1,67	0,83
4	1,60	1,52	0,016	0,032	1,97	0,98
ALGER						
1	1,61	1,64	0,011	0,018	1,64	0,98
2	1,55	1,53	0,021	0,039	1,83	0,98
3	1,65	1,62	0,009	0,019	2,02	0,95

6. Etude des variations du poids des oeufs.

Le test d'analyse de variance du poids des oeufs se traduit, pour chacun des échantillons (Tabl. V), par une valeur de F très supérieure à la valeur critique pour un seuil $\alpha = 0,005$. Les moyennes de poids s'avèrent donc très hétérogènes. Au niveau des lots toulousains pour lesquels plusieurs individus ont déposé au moins deux pontes, un test d'étendue de Student

permet de constater que les première et seconde pontes d'un même individu ont un poids moyen de leurs oeufs généralement très voisin.

Tableau V

Résultats des analyses de variance du poids des oeufs en fonction de la ponte, pour les quatre lots étudiés.

Origine	Nombre de pontes étudiées	Fc	F(α = 0,005)
TOULOUSE	38	144,2	F30 = 1,84 500
BELMONT	27	146,3	F24 = 1,94 500
St DENIS	16	139,3	F15 = 2,28 500
ALGER	9	49,7	F8 = 2,86 200

Pour cerner l'origine de ces variations de poids des oeufs entre pontes d'une même origine, puis entre origines différentes, on a dans un premier temps considéré le grand diamètre de la coquille du pondeur (D) et le nombre d'oeufs de la ponte (N). Une régression multiple est réalisée pour chacun des échantillons. (Tabl. VI).

Tableau VI

Résultats relatifs aux régressions multiples calculées par chacun des échantillons .

P : poids moyen des oeufs de la ponte,
D : grand diamètre de la coquille du pondeur,
N : nombre d'oeufs de la ponte.

Origine	Nbre de pontes étudiées	Equation de la régression	R^2	F (signification)	r D. p (t)	r N. p (t)
TOULOUSE	38	P = 19,47 D - 0,01 N - 32,73	0,47	15,14 (***)	0,69 (5,42***)	0,12 (0,51 NS)
BELMONT	27	P = 24,58 D - 0,01 N - 45,83	0,42	8,51 (***)	0,64 (4,15***)	0,13 (0,65 NS)
St DENIS	15	P = 37,90 D - 0,33 N - 49,31	0,46	4,28 (*)	0,24 (2,04 NS)	0,49 (2,74 *)
ALGER	7	P = 3,83 D + 0,01 N + 20,39	0,19	0,34 (NS)		

Si l'on exclut les résultats relatifs au lot algérien (nombre très faible de données), le modèle choisi explique une fraction non négligeable (près de la moitié) de la variation du poids des oeufs. Cependant, si le grand diamètre de la coquille influence d'une manière similaire le poids des oeufs pour les lots de Toulouse et de Belmont, pour lesquels le nombre d'oeufs semble indépendant de leur poids, les résultats obtenus pour l'échantillon de la Réunion sont opposés aux précédents : le poids de l'oeuf ne paraît donc pas lié à la taille de l'individu mais semble l'être au nombre d'oeufs de la ponte.

Pour cet échantillon, le test des coefficients de corrélation partiels indique des valeurs de t comprises de part et d'autre de la valeur critique au seuil $\alpha = 0,05$. Il convient donc de rester prudent quant à l'interprétation de la régression qui, dans ce cas, ne s'appuie que sur un nombre réduit d'observations et est sujette à un problème de colinéarité.

DISCUSSION - CONCLUSION.

La forme ovoïde des oeufs, dont la fréquence est très différente selon les échantillons considérés, semble liée à la taille des parents, les animaux dont le grand diamètre de la coquille est faible pondant plus d'oeufs de ce type. L'origine de cette caractéristique peut être recherchée à plusieurs niveaux. La section réduite d'un élément de l'appareil génital (canal godronné, oviducte) peut expliquer l'obtention de pontes ne contenant que des oeufs ovoïdes (sachant qu'il faut sans doute un "minimal vital" de taille pour l'oeuf) ou les deux types d'oeufs lorsque les oeufs ovoïdes ont un volume supérieur à celui des oeufs sphériques. Notons à ce propos que le petit diamètre des oeufs ovoïdes est, d'une manière générale, très peu différent du diamètre des oeufs sphériques dans de telles pontes (CHARRIER, 1980 ; GUEMENE et DAGUZAN, 1982).Cette explication ne convient plus lorsque, au sein d'une même ponte, oeufs ovoïdes et sphériques ont un volume identique ; il est alors possible que leur situation le long de l'oviducte, par le biais de l'activité journalière du pondeur avant et pendant la ponte, du taux de calcium disponible pour chacun des oeufs (WILBUR et TOMPA, 1979) joue un rôle non négligeable sur leur forme. Il serait intéressant d'effectuer des mesures précises de la teneur en calcium ($Ca\ Co_3$) de la coquille de l'oeuf, non seulement au niveau des oeufs d'une ponte, mais également sur des oeufs issus de reproducteurs d'origine géographique différente (fréquences variables d'oeufs "mous" et translucides).

La croissance relative du poids de l'oeuf en fonction de son diamètre étant identique pour tous les échantillons, nous avons choisi d'étudier l'origine et les conséquences des variations de ce poids.

Il existe pour chaque échantillon une hétérogénéité importante de ce paramètre en fonction de la ponte dont proviennent les oeufs mais les poids des oeufs de deux pontes déposées par un même individu sont souvent identiques ou très voisins (lots de Toulouse). Les valeurs moyennes de ces poids ne diffèrent généralement pas d'un échantillon à l'autre, ALGER mis à part (Tabl. VIII).

Tableau VIII

Valeur moyenne des mesures effectuées sur les reproducteurs, les oeufs selon leur origine géographique.

Origine des escargots	Grand diamètre de la coquille du pondeur (D) (en)	Nombre d'oeufs par ponte (N)	Poids moyen des oeufs (en mg)
Toulouse	3,36 ± 0,17	138,3 ± 27,6	31,2 ± 6,2
Selmont	3,18 ± 0,17	98,4 ± 29,9	31,1 ± 6,4
St Denis	2,70 ± 0,17	70,5 ± 23,2	29,6 ± 5,5
Alger	4,48 ± 0,15	163,7 ± 95,3	39,2 ± 4,3

($\bar{x} \pm \sigma$)

Sachant que la date de la ponte ne semble pas intervenir sur le poids des oeufs (LE CALVE, 1985), l'origine de ces variations est en partie mise en évidence grâce à l'introduction dans une régression multiple de deux variables qui sont le grand diamètre de la coquille du pondeur et le nombre d'oeufs de la ponte considérée. Ces variables semblent toutefois intervenir de manière différente selon l'origine géographique des animaux. En effet, si la taille des animaux paraît étroitement corrélée à celle des oeufs pour les lots de Toulouse et de Belmont, c'est au contraire du nombre d'oeufs de la ponte que dépend le poids des oeufs pour le lot de la Réunion. L'hypothèse d'un minimum vital de taille pour l'oeuf (PEAKE, 1978) permet une nouvelle fois d'envisager une explication : les escargots réunionnais ne disposant que d'un volume réduit pour leurs oeufs, ne peuvent en pondre qu'un petit nombre à la fois ; il apparaît donc qu'une augmentation de la taille de l'individu implique, pour ces animaux, une augmentation de la taille de la ponte ($r = 0,89$), la taille de l'oeuf restant pour sa part relativement stable (minimum vital de taille ?) de part les effets opposés de la taille du pondeur ($r = 0,24$, $\alpha = 0,07$) et du coefficient de fécondité ($r = 0,49$, $\alpha = 0,02$).

Avec les escargots d'une taille plus importante (Toulouse, Belmont), une corrélation plus "lache" existe entre taille du pondeur et nombre d'oeufs de la ponte et une corrélation plus étroite entre la taille de l'oeuf et celle de l'individu. Autrement dit, passé un certain "seuil" du coefficient de fécondité, la taille de l'oeuf augmente avec celle de l'individu (cf. escargots algériens). Ce dernier résultat semble être en accord avec des travaux portant sur d'autres espèces, telles *Cepaea nemoralis* (OSTERHOFF, 1977 ; CARTER et ASHDOWN, 1984), *Theba pisana* (COWIE, 1984, mais corrélation non significative) ou *Archachatina marginata* (PLUMMER, 1975).

Le rapport de la taille de l'oeuf à celle du reproducteur est, quant à lui, d'autant plus élevé que la coquille est petite (Fig. 1), ce qui semble conforter l'hypothèse d'un minimum vital de taille pour l'oeuf, et le fait que, selon son origine, *Helix aspersa* peut se comporter d'une manière différente, la forme algérienne se rapprochant d'*Helix pomatia* et la forme réunionnaise de *Cepaea nemoralis*, les escargots de Toulouse et Belmont se rapprochant de ceux de Bretagne et Grande Bretagne. La variabilité géographique très importante de l'espèce est donc une nouvelle fois mise en évidence.

Finalement l'importance des relations entre la taille de l'adulte, la taille de la ponte, la taille et la forme des oeufs semble démontrée et les différences enregistrées à leur niveau selon l'origine des animaux utilisés reflètent la flexibilité très importante de ces paramètres, et, par conséquent la variabilité géographique extrême de l'espèce *Helix aspersa*.

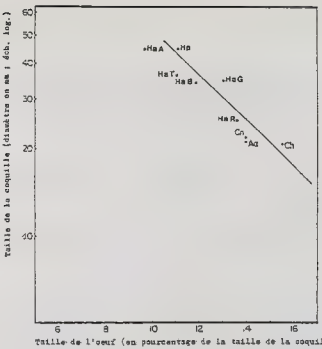


Fig. 1 - Relations entre la taille de la coquille de l'escargot reproducteur et celle de l'oeuf chez quelques représentants de la famille des *Helicidae*.

Aa = *Arianta arbustorum* (L); Ch = *Cepaea hortensis* (Müll.); Cn = *Cepaea nemoralis* (L.); Hp = *Helix pomatia* (L.); Ha = *Helix aspersa* (Müll.).
Ha A = Alger; Ha B = Belmont; Ha G = Grande-Bretagne; Ha R = La Réunion; Ha T = Toulouse (selon PEAKE, 1978 et MADEC, 1987).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BOLE-RICHARD, M.A., CROISILLE, Y., GOMOT, L. et BRIDE, J., 1983. Etude électrophorétique comparée des constituants protéiques et glycoprotéiques des oeufs et de la glande à albumen au cours du développement et du cycle annuel de l'escargot Helix aspersa. C. R. Séances Soc. Biol. et filiales, 177 , 1 : 37-44.

CARTER, M.A., ASHDOWN, M., 1984. Experimental studies on the effects of density, size and shell colour and banding phenotypes on the fecondity of Cepaea nemoralis. Malacologia, 25, 291-302.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'escargot "Petit-gris "Helix aspersa Müller. Doctorat 3ème cycle, RENNES, 326 p.

COWIE, R.H., 1984. The life cycle and productivity of the landsnail Theba pisana (Mollusca, Helicidae). J. Anim. Ecol., 53 : 311-325.

GOODFRIEND, G.A., 1986. Variation in landsnail shell form and size and its causes : a review. Syst. Zool., 35, 2 : 204-223.

GUEMENE, D. et DAGUZAN, J., 1982. Variations des capacités reproductrices de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller (Mollus.Gastér. Pulm. Stylom.) selon son origine géographique. 1. Accouplement et ponte. Ann. Zootechn., 31, 4 : 369-390.

GUEMENE, D. et DAGUZAN, J., 1983. Variations des capacités reproductrices de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller (Mollus. Gastér. Pulm. Stylom.) selon son origine géographique. 2. Incubation des oeufs et éclosion des jeunes. Ann. Zootechn., 32, 4 : 525-538.

LE CALVE, D., 1985. Contribution à l'écophysiologie de l'escargot Petit-gris Helix aspersa Müller : l'oeuf, l'incubation, le nouveau-né. D.E.A. Sci. Agron., RENNES, 54 p.

MADEC, L. et DAGUZAN, J. Contribution à l'étude de la variabilité géographique de la taille et des capacités reproductrices d'Helix aspersa Müller. I - A l'échelle régionale. Reprod. Nutr. Dévelop. , 10 p. (sous-presse).

MADEC, L. et DAGUZAN, J. Contribution à l'étude de la variabilité géographique de la taille et des capacités reproductrices d'Helix aspersa Müller. II - A l'échelle biogéographique. Reprod. Nutr. Dévelop., 12 p. (sous-presse).

OSTERHOFF, L.M., 1977. Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail Cepaea nemoralis (L.). Netherl. J. Zool., 27 : 1-132.

PEAKE, J.F., 1978. Distribution and ecology of the Stylommatophora. VIII Life histories, 496-514, in Pulmonates, 2A. Acad. Press.

PLUMMER, J.M., 1975. Observations on the reproduction, growth and longevity of a laboratory colony of Archachatina marginata (Swaison). Subspecies ovum. Proc. Malacol. Soc. London, 41 : 395-413.

WILBUR, K.M., TOMPA, A.S., 1979. Physiological changes in Gastropods during egg shell calcification. Part. II. Malacologia, 18 : 361-562.

HALIOTIS, 19 (1989) : 153-164.

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES RELATIONS ENTRE CARACTÈRES QUALITATIFS ET QUANTITATIFS CHEZ *HELIX ASPERSA*

par

Rolanda Maria ALBUQUERQUE DE MATOS

Centro de Genética e Biologia Molecular, I.N.I.C., Av. Prof. Gama Pinto 2, 1699 Lisboa Codex, Portugal

ABSTRACT : CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE RELATIONS BETWEEN MORPHIC AND QUANTITATIVE CHARACTERS IN *HELIX ASPERSA* MÜLLER 1774

Distinction in previous work of eighteen genes which determine shell characters, mainly pigmentary, in *Helix aspersa*, combinations of the individual phenotypes of these characters being the morphs observed in natural populations of this species, allows us to relate these characters, probably adaptive with respect to ecological conditions of habitat, food and climate, to quantitative characters such as growth, size, fertility and fecundity, important in heliciculture. Some results of these relations are presented. There are cases in which morphic characters are connected with reduced growth, size and viability, and other cases in which the relation between the two types of characters, alternative and quantitative, is neutral. These relations are discussed, as also the question of the advantages or not of a typical form and the genetic bases of a division in classes of size.

Key words : *Helix aspersa*, morphic and quantitative characters, growth, size.

RÉSUMÉ :

La distinction, dans des travaux antérieurs, de dix-huit gènes qui déterminent des caractères, surtout pigmentaires, de la coquille d'*Helix aspersa* et dont les combinaisons de phénotypes sont les morphes que l'on observe dans les populations naturelles de cette espèce, nous permet d'étudier les relations entre ces caractères, probablement adaptatifs à des conditions écologiques (habitat, nourriture, climat), et les caractères quantitatifs tels que la croissance, la taille, la fertilité et la fécondité, tous importants en héliciculture. Nous présentons ici quelques résultats sur ces relations. Il y a des cas où les caractères du polymorphisme sont liés à une croissance , une taille et une viabilité réduites, et d'autres cas où la relation entre les deux types de caractères est neutre Ces relations sont discutées, ainsi que la question des avantages éventuels d'une forme typique et les bases génétiques d'une division en classes de taille.

Mots-clés : *Helix aspersa*, caractères qualitatifs et quantitatifs, croissance, taille.

INTRODUCTION

Les études que nous avons commencées il y a douze ans ont porté tout à la fois sur des problèmes fondamentaux et sur des applications à l'héliciculture. Parmi les premiers on peut citer la découverte d'un taux élevé de mutation (ALBUQUERQUE DE MATOS et SERRA, 1981), environ 100-1000 fois le taux usuel chez les Métazoaires, l'occurrence simultanée de deux ou trois mutations, comme si elles étaient directement liées, la production spontanée de variantes et de conversions géniques qui

appartiennent aux "treptions" (SERRA, 1964, 1968, 1981) et une rapide diminution de la fécondité et de la fertilité en deux ou trois générations d'endogamie, ces résultats dépassant de beaucoup la simple acquisition d'homozygotie (ALBUQUERQUE DE MATOS et SERRA, 1984).

Sur le plan pratique des observations et expérimentations ont été faites sur les phases du cycle vital en fonction des conditions du milieu et de différents régimes alimentaires.

Dans ce travail sont présentés quelques exemples des rapports entre des caractères qualitatifs concernant les morphes pigmentaires de la coquille et des caractères quantitatifs importants dans la pratique de l'élevage. Les dix-huit gènes déterminant des caractères de la coquille, bien individualisés, permettent de faire correspondre des génotypes déterminés à la plupart des morphes observées dans la nature ou en élevage. Ceci permet d'inférer quelques relations entre morphes et conditions écologiques naturelles ou conditions d'élevage . La caractérisation génotypique des morphes et les conclusions sur les résultats de l'endogamie sont importantes dans la sélection qui, chez les Hélicidés, doit différer de la pratique en usage pour les Vertébrés d'élevage (SERRA et ALBUQUERQUE DE MATOS, en prép.).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Souches. Les souches employées ont été obtenues à partir d'escargots ramassés dans la nature en plusieurs régions du Portugal. Pour l'analyse génétique, des pontes ont été isolées et, parmi les descendants, des individus à phénotype approprié ont été croisés, l'analyse continuant pendant au moins deux ou trois générations, jusqu'à ce que la caractérisation des gènes soit complète. Des croisements complémentaires nous assuraient que le gène caractérisé était bien à l'état homozygote. Nous avons isolé de cette façon des souches correspondant aux morphes que nous employons dans ce travail et à d'autres utilisées dans l'étude génétique de l'espèce.

Gènes. Parmi les gènes déjà caractérisés (ALBUQUERQUE DE MATOS, 1979, 1984a, b, 1985), les suivants sont présents dans les souches qui constituent le matériel de ce travail.

A-a pour la pigmentation générale de la coquille, *aa* déterminant la forme albinos et *AA* ou *Aa* la coquille pigmentée. Les albinos peuvent avoir des bandes hyalines ou en être dépourvus, ou encore avoir des bandes légèrement pigmentées, orangées ou rougeâtres selon le génotype qu'ils portent pour la présence et la pigmentation de bandes.

Au locus *C* de la couleur de base de la coquille, trois allèles fondamentaux C^A, C^V et C^C tels que C^AC^A est jaune, C^VC^V rouge et C^CC^C brun. Les hétérozygotes C^AC^V, etc. ont des couleurs intermédiaires entre celles des homozygotes. Le gène de l'albinisme est épistatique sur *C* et *U*.

U-u, uniforme, pour couleur de base et bandes. *UU* ou *Uu* produit une couleur uniforme brun-rougeâtre de la coquille et l'absence de bandes. Le gène *U* est épistatique sur tout autre gène excepté l'albinos.

La série de 5 allèles M^O-M^4 détermine l'intensité de pigmentation (mélanisation) des bandes. M^0M^0 ou M^0M^x avec x = 1 à 4 pour les autres allèles : sans bandes ou seulement des vestiges ; M^3M^3 ou M^4M^4 bandes intensément pigmentées.

Les gènes $B^{f(23)}$-$b^{f(23)}$ déterminent la fusion des bandes 2 et 3, l'hétérozygote étant plus ou moins intermédiaire.

Les gènes $Bf^{(1-5)}$-$bf^{(1-5)}$ déterminent la fusion totale des bandes 1 à 5 ; il y a un phénomène de dominance, mais parfois aussi une expression incomplète. Un autre gène déterminant la fusion (2-4) est dominant.

Les gènes $Bp^{2,4}$-$bp^{2,4}$ déterminent l'absence ou un considérable amincissement des bandes 2 et 4.

Ces gènes, et d'autre à effets similaires (cf. ALBUQUERQUE DE MATOS, 1985) déterminent des caractères dont les combinaisons sont les morphes de la coquille que l'on observe. Les caractères quantitatifs, en revanche, ont en général un déterminisme plus ou moins polygénique et l'on doit s'attendre à ce que la croissance et la taille, que nous considérons ici, aient ce type de détermination génétique, point qui sera discuté plus loin.

Elevage. Les techniques d'élevage sont différentes selon le but des travaux. Pour les travaux génétiques, qu'il s'agisse de l'analyse génétique et de la caractérisation des gènes ou de la synthèse de souches possédant un certain génotype, il importe de disposer de couples d'escargots présentant le phénotype choisi et qui soient vierges, c'est-à-dire isolés d'autres animaux avant leur maturité, donc nettement avant que leur péristome soit rebordé. Les pontes de ces couples sont récoltées et les jeunes qui en proviennent sont observés périodiquement pendant leur croissance afin de déterminer les phénotypes présents dans chaque descendance. Les descendants de chaque croisement possédant un phénotype approprié sont accouplés pour devenir les géniteurs de la génération suivante (F_2, la F_1 étant formée par les descendants des couples initiaux). La F_3 et les générations suivantes sont obtenues de la même façon, si nécessaire. Les paires de géniteurs sont placées dans des bocaux en verre d'environ un litre, avec une couche de terre haute de 3-4 cm pour que l'on puisse détecter les pontes juste après leur dépôt. Pour les descendances, les boîtes d'élevage sont de capacité croissante au fur et à mesure de la croissance des jeunes.

L'alimentation usuelle pour les élevages génétiques consiste en végétaux frais auxquels ont ajoute un supplément de farine de blé et du carbonate de calcium. L'élevage est fait au laboratoire, de façon que la température et l'humidité varient relativement peu Lorsqu'on étudie l'hérédité de caractères qualitatifs, un contrôle étroit des conditions du milieu n'est pas nécessaire, pourvu que l'on compare des classes génotypiques ou phénotypiques se développant côte-à-côte. Par contre, un bon contrôle de la température et de l'humidité, et plus ou moins aussi de la photopériode, est nécessaire quand on étudie des caractères quantitatifs, dont l'expression phénotypique est facilement modifiée par ces facteurs. Selon les buts à atteindre, nous employons différents régimes alimentaires ce qui permet une comparaison entre une nourriture constituée par des végétaux frais et les farines composées du commerce employées pour l'alimentation de poulets.

Caractères quantitatifs. Les caractères considérés principalement dans ce travail sont la croissance des jeunes jusqu'à ce que leur coquille soit bordée et la taille des adultes. Dans les deux cas les mesures concernent le poids et le grand diamètre de la coquille. Bien que le poids soit plus employé que le grand diamètre de la coquille dans des travaux à fins économiques immédiates, le diamètre est préférable pour des comparaisons entre résultats à base génétique ou entre différents types d'alimentation. Le poids d'un individu peut en effet varier beaucoup selon l'état d'hydratation de l'animal. En déterminant le grand diamètre et le poids des mêmes individus à intervalles de deux jours

ou davantage, nous avons ainsi obtenu pour un même escargot des poids variant entre 7,83 et 9,1 g, ce qui représente une différence de 16,20 % de la moyenne des poids (10 pesées). Le grand diamètre de la coquille d'un escargot adulte se maintient pratiquement constant avec une variation de 0,5 mm tout au plus dépendant de l'état d'hydratation, mais surtout de l'épaississement de la coquille. Des observations similaires du poids et du diamètre faites sur plusieurs dizaines d'escargots adultes nous portent à conclure que les différences de poids peuvent aller, selon les cas, d'environ 2 à 20 % du poids moyen de l'individu. Les escargots perdent du poids particulièrement après leur collage aux parois des boîtes. Dans nos travaux la mesure du grand diamètre et la pesée sont donc faites seulement quand les escargots sont actifs. Un décollement forcé peut abîmer le bord de l'ouverture, spécialement quand il s'agit de jeunes, à coquille pas encore suffisamment calcifiée.

Le grand diamètre de la coquille a été déterminé avec un pied à coulisse donnant 0,05 mm, mais on a noté les mesures avec une approximation de 0,5 mm. Le poids a été déterminé avec une balance électronique Sartorius, à sensibilité de 1 mg, mais il a été noté avec une approximation de 10 mg. De cette façon les petites différences dans le diamètre et le poids dues à des changements physiologiques de l'animal (sécrétion de mucus, etc.) n'interviennent pas dans les résultats.

RÉSULTATS OBTENUS

Les populations que nous considérons ici sont formées chacune par les individus résultant du développement des oeufs de pontes individuelles provenant de couples à constitution génétique connue en ce qui concerne les gènes déterminant les caractères de la coquille. Chaque morphe ou variante apparente du polymorphisme est l'expression globale d'un ou de plusieurs caractères. Ce sont ces caractères qui sont génétiquement déterminés. Par exemple, les caractères albinos ou uniforme sont dus chacun à l'expression d'un seul gène, mais la soi-disant "forme typique" correspond à l'expression conjointe du gène de la couleur de base -qui peut être jaune, rouge ou brune- ou à des combinaisons deux à deux de ces trois couleurs, du gène pour la présence de bandes, ainsi que du gène pour une pigmentation plus ou moins maximale des bandes, et fréquemment aussi à l'expression du gène pour la fusion des bandes 2 et 3 (ainsi que des gènes empêchant l'amincissement des bandes et leur fusion totale, etc.).

Dans chaque classe phénotypique nous définissons l'expression du caractère quantitatif qui est étudié. Comme chaque classe correspond à un certain allèle d'un gène qualitatif ou à certains allèles de quelques-uns de ces gènes, on peut déterminer la relation entre les caractères quantitatifs et l'expression des allèles intervenant dans le polymorphisme de la coquille. Si les populations ne sont pas trop petites on peut s'attendre à ce que les caractères quantitatifs y montrent une série de valeur comprises entre deux limites qui correspondent à la détermination polygénique de ces caractères et dont l'expression se montre continue. Des différences d'expression de ces caractères entre les classes phénotypiques d'une ségrégation signifient soit une liaison entre le gène morphique et ceux du caractère quantitatif, soit une action du caractère qualitatif sur le caractère quantitatif.

Nous fondant sur ce principe, nous présenterons deux séries de données ainsi que la discussion des résultats correspondants. L'une des séries est formée d'observations sur le vivant durant une ou deux générations successives, toutes les populations étant soumises à un même type d'élevage, avec la même nourriture, les mêmes conditions de température, d'humidité et de photopériode. L'autre

série est constituée par des expériences de ségrégation réalisées essentiellement à des fins d'analyse génétique et de caractérisation de gènes, expériences dans lesquelles les coquilles ont été soigneusement préparées et conservées. Le grand diamètre de la coquille, seule mesure de la taille qu'on puisse employer dans ces séries, est inférieur d'un à deux millimètres à celui mesuré sur le vivant, mais dans chaque ségrégation les classes sont évidemment équivalentes en ce qui concerne cette différence par rapport au vivant.

Le **taux de croissance** est déterminé directement par pesage, ou par mesure du grand diamètre de la coquille quand il s'agit des séries d'escargots vivants. D'un autre côté, la croissance est inférée, dans le cas des séries à coquilles préparées. Si l'on termine l'essai avant que tous les escargots d'une descendance soient adultes, les classes qui croissent le plus rapidement renfermeront plus d'adultes dans la population de coquilles qui correspond à cette descendance. Ainsi, les classes qui croissent le plus rapidement comprendront plus de coquilles de 25-30 mm que celles qui croissent moins rapidement et, inversement, ces dernières renfermeront plus de coquilles de 20-25 mm de diamètre que les classes à croissance plus rapide. En général, les coquilles de 20 mm de grand diamètre permettent déjà la détermination des phénotypes, à l'exception de certains caractères comme la fusion complète des bandes, surtout si celles-ci sont à développement retardé. On prend naturellement soin de considérer les limites inférieures de taille qui conviennent à la caractérisation des génotypes en ségrégation.

Les séries pour lesquelles on a préparé les coquilles peuvent aussi servir pour la détermination de la viabilité relative et, si l'on dispose de générations successives dont les fréquences de classes peuvent être comparées, on peut en inférer la fécondité relative des génotypes avant que la dépression liée à l'endogamie soit atteinte. La fécondité, cependant, est plus sûrement estimée à partir des séries vivantes en élevage dont l'environnement est étroitement contrôlé.

Résultats obtenus avec les séries d'escargots vivants. Comme nous l'avons dit, les conditions d'élevage, y compris la nourriture, ont été étroitement contrôlées dans ces séries. La température et l'humidité relative ont été maintenues entre d'étroites limites (± 1°C et ± 2,5 % respectivement). La photopériode a été la photopériode naturelle de la mi-avril à la mi-juillet.

Du fait qu'il n'est pas possible dans la plupart des cas de séparer à l'éclosion, et même quelques semaines après, les phénotypes présents dans une ponte, seuls des cas comme ceux d'albinos comparés à leurs frères pigmentés peuvent être employés. Cependant, la forme générale des courbes de croissance peut être discutée d'abord. La figure 1 montre ces courbes pour le poids et le grand diamètre sur le vivant, dans le cas d'une descendance (ponte n°2943) entièrement à 5 bandes bien pigmentées, mais composite en ce qui concerne la couleur de base, les individus étant des hétérozygotes à phénotypes jaune-rouge et rouge-brun. A l'exception de deux adultes qui ont été repérés dès la 9e semaine et qui se révélèrent plus tard être infertiles en ce qui concerne leurs gamètes femelles, les adultes ont été repérés surtout après la dixième semaine (pesages et mesures faites chaque semaine après l'éclosion). Après cette dixième semaine, les adultes étaient séparés de la population au fur et à mesure de leur repérage. C'est dire que la partie de la courbe postérieure à la dixième semaine correspond à la fraction de la population dont la croissance est plus lente.

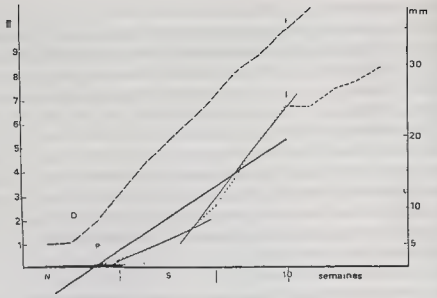


Fig. 1. Courbes de croissance du grand diamètre (D) et du poids (P). A la courbe du poids (en tireté) ont été ajustées des droites de régression, l'une correspondant à l'ensemble des données (en trait continu épais), les autres aux diverses phases de croissance (trait fin).

On peut distinguer trois phases dans la courbe qui décrit l'évolution du poids moyen déterminé chaque semaine, y compris durant la période terminale après séparation des adultes. Une première phase de croissance lente pendant environ trois semaines et demie est suivie d'une phase moyennement rapide jusqu'à environ sept semaines et demie, puis d'une phase encore plus rapide, jusqu'à dix semaines. Ces phases peuvent être distinguées aussi sur la courbe du grand diamètre, bien qu'elles y soient moins marquées. La transformation logarithmique des poids ou du diamètre ne permet pas une meilleure distinction des phases ; nous ne la représentons donc pas.

D'autres résultats que nous ne décrirons pas ici montrent que les phases de croissance, fondamentalement au nombre de trois, peuvent être plus ou moins raccourcies ou allongées selon la durée de la période totale de croissance et, partant, selon le régime alimentaire, et d'autres facteurs. Pour déterminer si une droite unique de régression peut représenter la croissance dans le cas de la figure 1, on en a testé la non-linéarité. La valeur $t = 1{,}1041$ obtenue pour les différences entre les poids observés au cours des semaines successives x et les poids Y dérivés de l'équation de régression générale $Y = a + bx = -1{,}8633 + 0{,}6476\ x$ correspond à une probabilité de 30 % qui ne démontre pas l'absence de linéarité. Ce résultat peut être dû à ce que les semaines d'observation sont peu nombreuses, car l'examen de diverses courbes relatives à plusieurs populations, chacune dérivée d'une ponte, porte à conclure que la croissance comporte fondamentalement trois phases. Dans le cas de la figure 1 les équations de ces trois phases sont:

1) $Y = 0{,}0024 + 0{,}0289\ x$ ($x = 1, 2, 3$ semaines)

1) $Y = -1{,}3363 + 0{,}0407\ x$ ($x = 4, 5, 6, 7$ semaines)

1) $Y = -8{,}8643 + 1{,}4186\ x$ ($x = 8, 9, 10$ semaines)

Dans d'autres cas, où la croissance est plus ou moins rapide, ces phases sont plus ou moins distinctes, mais nous admettons que leur existence est constante dans nos populations constituées chacune d'individus frères.

Des différences par rapport aux conclusions d'autres auteurs sur ce sujet (DEFAYE, 1945 ; POTTS, 1975 ; CHARRIER et DAGUZAN, 1978 ; GOMOT et ENNEE, 1980) peuvent être dues à la nature des populations étudiées et à la vitesse ou au contraire la lenteur de la croissance, selon les conditions d'élevage.

La comparaison de la croissance entre classes de génotype différent présentes dans une population dérivée d'une même ponte devient possible dans le cas d'albinos qui peuvent être distingués dès l'éclosion de leurs frères pigmentés. La figure 2 présente deux de ces cas, l'un d'albinos à bandes de formule 1(23)45, l'autre d'albinos à bandes toutes fusionnées (12345), où l'on constate que l'albinisme réduit nettement le taux de croissance et la taille moyenne des adultes, ainsi que la variabilité. La fusion complète des bandes n'affecte pas ces trois paramètres chez les frères pigmentés : c'est la combinaison albinos plus bandes fusionnées qui produit l'effet délétère.

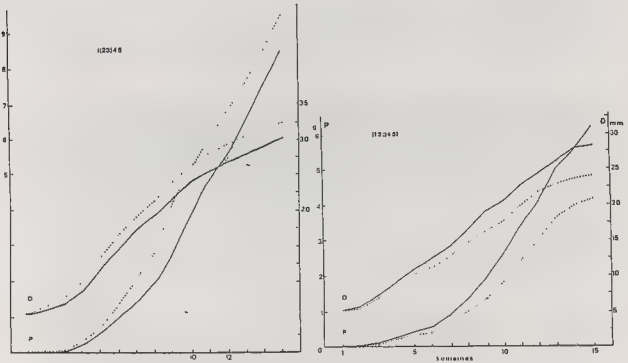


Fig. 2. Croissance comparée d'albinos (courbes pointillées) et de leurs frères pigmentés (courbes pleines). P : poids, D : grand diamètre. A gauche (ponte n°2940), le génotype est à bandes 2 et 3 fusionnées ; à droite (ponte n°2949), le génotype correspond à toutes les bandes fusionnées.

Comme complément de la discussion sur les séries d'individus vivants, le tableau I montre les valeurs moyennes concernant les escargots adultes provenant de pontes individuelles comme celle de la figure 1 et plusieurs autres similaires. Les valeurs correspondant aux géniteurs de chaque croisement sont indiquées pour donner une idée du rapport entre les deux générations en ce qui concerne la taille des adultes. La génétique de ce caractère est en cours d'étude.

Tableau I

Taille (grand diamètre, en mm) des géniteurs et des descendants (F_1) dans quelques croisements. L'apparition du premier individu à péristome rebordé est aussi indiquée. Dans tous les tableaux, N est le nombre de cas, $\bar{x} \pm e_{\bar{x}}$ la moyenne de la taille et son erreur standard.

Croisement n°	Géniteurs	Ponte n°	Descendants adultes rebordés Taille $\bar{x} \pm e_{\bar{x}}$	Etendue de la variation	Semaine d'apparition du premier individu rebordé
C-Afr.I	P_1 29,1	2936	30,90 ± 0,21	29,6-34,4	8
	P_2 37,0	2943	31,62 ± 0,25	28,2-35,2	9
937	P_1 35,1	2944	36,90 ± 0,29	33,5-39,2	11
	P_2 32,5	2733	36,50 ± 0,49	32,1-37,9	13
1125	P_1 36,5	2946	36,57 ± 0,31	34,5-38,6	11
	P_2 34,0				
1147	P_1 33,5	2937	32,63 ± 0,22	31,1-34,3	8
	P_2 33,1				

Séries de coquilles préparées. Des nombreuses séries qui peuvent être employées dans des études de la croissance et de la taille adulte par rapport aux génotypes, nous ne présenterons ici que deux ou trois exemples. Le tableau II montre les résultats obtenus dans la descendance du croisemnt n°440 dont l'un des géniteurs possède cinq bandes séparées et tandis que chez l'autre manquent les bandes 2 et 4, caractère dominant. Les populations proviennent toujours chacune d'une ponte individuelle. Le géniteur sans bandes 2 et 4 devrait posséder le gène de fusion des bandes 2 et 3 à l'état hétérozygote. La descendance, équivalente génétiquement à une F_2, montrait trois classes de bandes, comme il est indiqué dans le tableau, qui indique aussi les nombres d'individus et la moyenne et son erreur standard pour chaque classe. Nous avons aussi considéré une autre classe du grand diamètre -14,5-19,4 mm- mais seulement à des fins de comparaison des fréquences des trois systèmes de bandes dans cette classe et dans deux autres .

Tableau II

Croisement 440. Géniteurs jaune-brun, l'un à bandes 12345 et l'autre 10305. Descendance jaune-brun et brun, avec bandes 12345, 1(23)45 et 10305 dans deux classes de grand diamètre.

	Système de bandes		
	12345	1(23)45	10305
Diamètre classe 1 (19,5-24,4)	20,83 + 0,44	21,75 + 0,34 (N = 10)	21,58 + 0,42 (N = 12) (N = 15)
Diamètre classe 2 (24,5 mm ou plus)	27,35 + 0,68	28,17 + 0,51 (N = 14)	28,99 + 0,60 (N = 18) (N = 34)

Au sein de ces deux classes de grand diamètre, comme pour la classe 14,5-19,4 mm, les fréquences des systèmes de bandes ne diffèrent pas statistiquement.

Il n'y a pas de différences significatives entre les moyennes de taille des trois classes de bandes non plus qu'en ce qui concerne la vitesse de croissance . Ceci n'est pas un résultat inattendu quand on considère que le gène pour l'absencee ou le net amincissement des bandes 2 et 4 est très répandu, spécialement dans les populations de la partie centre-ouest du Portugal (Coimbra) d'où proviennent en partie les géniteurs employés dans le croisement 440. Si le gène pour ce caractère affectait la viabilité et la croissance, on s'attendrait à ce que, par sélection naturelle, il devienne rare, ce qui n'est pas le cas dans les populations observées.

En continuation du croisement 440, quelques descendances ont été obtenues qui ne sont pas considérées ici parce qu'elles ne présentaient rien de nouveau. Les résultats de deux croisements de la génération suivante sont pourtant présentés dans le tableau III. Bien que le nombre de descendants du croisemnt 1210 soit faible, le tableau montre une différence de croissance entre les individus jaunes et ceux des deux autres classes, jaune-brun et brun, tous avec des systèmes de bandes semblables (absence de bandes ou amincissement accentué des bandes 2 et 4). Les homozygotes jaunes apparaissent moins viables et leur croissance est retardée par rapport à celles des hétérozygotes jaune-brun et des homozygotes bruns. Le fond polygénique du génotype peut intervenir dans la détermination des résultats qui, du reste, doivent être confirmés par des séries plus nombreuses.

Tableau III

Géniteurs du croisement 1152 : les deux parents bruns et hétérozygotes 10305. Croisement 1210 : les deux parents jaune-brun et homozygotes 10305. Une classe indiquée 10:05 à bande 3 plus ou moins amincie apparaît dans le croisement 1152. Une seule classe de taille dans le croisement 1152 regroupe toute la descendance mesurant plus de 19 mm.

		Croisement 1152		
Système de bandes		12345	10305	10:05
Couleur		brun	brun	brun
Diamètre	classe 19,5-31,5	23,10 ± 1,20 (N = 5)	24,07 ± 1,66 (N = 7)	23,25 ± 2,45 (N = 8)
		Croisement 1210		
Système de bandes		10305	10305	10305
Couleur		jaune	jaune-brun	brun
Diamètre	classe 1 (14,5-19,4)	17,00 ± 0,77 (N = 6)	18,00 ± 0,50 (N = 2)	18,00 ± 0,50 (N = 2)
	classe 2 (19,5-24,4)	19,75 ± 1,77 (N = 2)	21,05 ± 0,38 (N = 11)	21,83 ± 0,74 (N = 6)
	classe 3 (24,5 ou plus)		25,75 ± 0,43 (N = 4)	26,38 ± 0,88 (N = 4)

Ségrégation attendue 1:2:1 pour jaune, jaune-brun et brun. La classe jaune a nettement une viabilité et une croissance affectées dans la combinaison couleur-bandes 2 et 4 absentes ou nettement amincies. Les autres deux classes sont normales pour la croissance et la taille.

Dans une autre série de croisements, dont un seul sera présenté ici (tableau IV), il y a ségrégation des escargots pigmentés et albinos. La descendance du croisement 249 se répartit en quatre classes : pigmentés-uniformes sans bandes, tous hétérozygotes *Uu*, pigmentés jaune-brun à bandes, albinos sans bandes, la plupart uniformes mais d'autres sans bandes par manque d'expression du génotype pour celles-ci, et albinos à bandes. Comme on le voit dans le tableau, il y a interaction des deux caractères, couleur et diamètre. L'hétérogénéité est due aux albinos sans et avec bandes; ces derniers croissant plus rapidement que les autres. La combinaison albinos-présence de bandes favorise la croissance par rapport aux autres classes. Les albinos croissent en général plus rapidement que leurs frères pigmentés, résultat observé aussi dans d'autres cas étudiés pour le gène qui est présent dans la souche albinos du croisement 249, mais d'autres gènes albinos (plusieurs ont été obtenus par mutation dans nos élevages) peuvent au contraire croître moins rapidement que leurs frères pigmentés.

Tableau IV

Croisement 248. Géniteurs : un albinos *aa* à bandes légèrement orangées et un individu pigmenté uniforme hétérozygote *Uu* (couleur brun-rougeâtre de toute la coquille, absence de bandes ou légers vestiges). Descendants répartis en 4 classes de couleur et de bandes : pigmentés uniformes (sans bandes), pigmentés non-uniformes (jaune-brun avec bandes), albinos sans bandes, albinos avec bandes.

	Couleur			
	Pigmentés uniformes	Pigmentés à bandes	Albinos sans bandes	Albinos avec bandes
Diamètre classe 2	21,80 ± 0,39	22,23 ± 0,41	21,76 ± 0,37	22,88 ± 0,10
(19,5-24,4)	(N = 10)	(N = 13)	(N = 17)	(N = 4)
Diamètre classe 3	26,80	25,50 ± 0,29	26,75 ± 0,75	27,78 ± 0,83
(24,5 ou plus)	(N = 1)	(N = 4)	(N = 4)	(N = 9)

Albinos sans bandes inclut albinos uniformes et albinos où les bandes ne se sont pas exprimées. Les différences entre les moyennes des classes de couleur ne sont pas statistiquement significatives, sauf en regroupant en une classe à bandes et une classe sans bandes (P environ 0,03). Une table de contingence avec les six combinaisons couleur x diamètre ($\chi^2 = 13,5865$, $P = 0,0035$) montre qu'il y a hétérogénéité et, partant, interaction des classifications. Ceci est dû principalement aux albinos à bandes qui croissent plus rapidement que ceux sans bandes et que les autres classes (pigmentés uniformes et pigmentés à bandes). Les albinos, et spécialement la combinaison albinos-bandes présentes, atteignent plus rapidement l'état adulte.

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Dans ce travail, fondé sur l'étude de populations d'*Helix aspersa* dont chacune est dérivée de pontes individuelles d'escargots de génotype connu, nous avons considéré des caractères qualitatifs, déterminés par des gènes majeurs, et des caractères quantitatifs, principalement la croissance et la taille mais aussi la viabilité, dont le déterminisme est en principe polygénique. Les caractères qualitatifs, individuellement ou en combinaison, sont les composants des morphes ou variantes que l'on observe dans le remarquable polymorphisme de la coquille. L'analyse de séries de données obtenues sur

le vivant ou sur des coquilles préparées a montré que certaines combinaisons des gènes majeurs ont un effet sur la croissance et sur la taille, ainsi que sur la viabilité de l'animal.

Des exemples typiques de ce rapport entre morphes et caractères quantitatifs sont fournis par la comparaison des albinos et de leurs frères pigmentés. Le gène de l'albinisme en combinaison avec le gène de fusion complète des bandes produit un effet délétère sur la viabilité et la croissance, ainsi que sur la taille de l'adulte. En revanche l'albinisme produit chez le phénotype à bandes distinctes, ou avec seulement les bandes 2 et 3 fusionnées, une croissance plus rapide que celle des individus frères pigmentés, que cette pigmentation soit uniforme ou du type courant, non-uniforme De plus, l'effet de l'albinisme, seul ou en combinaison avec d'autres gènes, dépend de l'allèle considéré : les divers mutants albinos ont des effets différents sur les caractères quantitatifs de viabilité, croissance et taille, ainsi que sur la fertilité et la fécondité.

D'autres gènes majeurs se sont montrés favorables ou plus ou moins neutres dans leurs effets sur les caractères quantitatifs. Un exemple est celui du gène qui détermine l'absence ou l'amincissement des bandes 2 et 4, et un autre est celui du gène de la fusion des seules bandes 2 et 3.

Les données analysées ont porté aussi sur les caractéristiques de la croissance, du poids total et du grand diamètre de la coquille. Trois phases peuvent être distinguées dans les courbes de croissance jusqu'à ce que la taille adulte, à coquille rebordée, soit atteinte. Une première phase correspond à une croissance lente ; elle est suivie de phases plus rapides, caractérisées par des coefficients de régression plus élevés, spécialement celui de la troisième phase. Dans une quatrième et dernière phase, celle de l'adulte, la croissance est très lente et inclut surtout un épaississement de la coquille. Les diverses phases sont plus ou moins marquées selon le génotype des animaux et selon les conditions d'élevage.

Pour terminer cette discussion, nous pouvons mentionner les caractéristiques quantitatives de croissance, de taille, de viabilité, de fécondité et de fertilité de la **forme dite typique**. Nous avons vu que le gène déterminant l'absence des bandes 2 et 4 ne provoque pas de diminution de l'expression des caractères quantitatifs. La même remarque peut être faite pour la fusion des bandes. Seules quelques combinaisons, par exemple coloration jaune associée à l'absence des bandes 2 et 4, ou albinos associé à la fusion totale des bandes, ont des conséquences défavorables sur les divers caractères quantitatifs. En général, la forme typique ne présente pas d'avantages en ce qui concerne l'expression des caractères quantitatifs, les plus importants en héliciculture, par rapport aux diverses combinaisons des caractères de coloration de la coquille et des caractéristiques des bandes.

Une autre conclusion est qu'il n'apparaît pas de liaison entre les deux types de déterminisme génétique. Sans doute les effets des caractères qualitatifs sur les caractères quantitatifs s'exercent-ils au niveau de la réalisation du phénotype, un sujet que nous ne discuterons pas ici.

Quant au déterminisme génétique de l'expression des caractères quantitatifs, spécialement en ce qui concerne la croissance et la taille, son étude est en cours dans notre laboratoire, mais encore loin d'être achevée. On s'attend à trouver un déterminisme polygénique avec continuité dans l'expression des caractères, de telle façon que la distribution en classes, par exemple pour la taille, sera difficile à définir génétiquement ; il est pourtant possible que quelques gènes majeurs puissent être décelés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALBUQUERQUE DE MATOS, R.M., 1979. Genética de alguns caracteres de *Helix aspersa*. *Portug. Acta Biol.,A,* **15** : 99-133.

ALBUQUERQUE DE MATOS, R.M., 1984a. Genetics of shell ground colour in *Helix aspersa*. I. Colour locus, uniform and their interactions. *Heredity,* **53** : 11-20.

ALBUQUERQUE DE MATOS, R.M., 1984b. Genetics of shell ground colour in *Helix aspersa*. II. Albino, its mutations and interactions. *Heredity,* **53** : 21-35.

ALBUQUERQUE DE MATOS, R.M., 1985. Variação intraespecífica, morfos e sua determinação genética em *Helix aspersa* Müller 1774. *Publ. Ocas. Soc. Port. Malac.,* **5** : 15-30.

ALBUQUERQUE DE MATOS, R.M., et SERRA, J.A., 1981. Mutações simples, correlacionadas et trepções na espécie polimórfica *Helix aspersa*. *Portug. Acta Biol.,A,* **17** : 81-127.

ALBUQUERQUE DE MATOS, R.M., et SERRA, J.A., 1984. Taxonomic polymorphism and intrinsic factors in *Helix aspersa*. *Brotéria-Genética,* **5** : 181-220.

CHARRIER, M., et DAGUZAN, J., 1978. Etude de la croissance de l'escargot "Petit gris" *Helix aspersa* (Müller) (Mollusque Gastéropode Pulmoné). *Haliotis,* **9** : 15-18.

DEFAYE, J., 1945. Les phases de croissance chez *Helix aspersa* Müll. *C.R. Acad. Sci. Paris,* **220** : 411-412.

GOMOT, L., et ENNEE, J., 1980. Biologie de la reproduction de l'escargot *Helix aspersa* Müll. : les phases de croissance et la différenciatin sexuelle. *Atti Accad. Fisiocritici,* Siena 1980 : 73-85.

POTTS, D.C., 1975. Persistence and extinction of local populations of the garden snail *Helix aspersa* in unfavorable environments. *Oecologia,* **21** : 313-334.

SERRA, J.A., 1964. The genetic concept of treption (and brief reference to a anifying theory oc cancer). *J. theoret. Biol.,* **6** : 371-374.

SERRA, J.A., 1968. Modern Genetics, vol. 3. Academic Press, London and New York.

SERRA, J.A., 1983. Treptional genetic changes : reconsidering the concept and proposing a new classification. *Rev. Biol.,* **12** : 539-550.

HALIOTIS, 19 (1989) : 165-175.

L'ELEVAGE DE L'ESCARGOT OU HELICICULTURE, EN FRANCE : ETAT ACTUEL ET PERSPECTIVES.

par

Jacques DAGUZAN

Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA).Université de RENNES I, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

Unité Hélicicole, Domaine pluridisciplinaire INRA du Magneraud, 17700 SURGERES.

ABSTRACT : SNAIL REARING OR HELICICULTURE : ASSESSMENT AND PROSPECTS.

The current state of heliciculture is examined : potentiel market, criteria for choice of species for rearing, assessment of various rearing trials. At last, prospects for future developpment are considered.

KEY-WORDS : *Helix aspersa* Müller. Heliciculture.

RESUME : Le bilan actuel de l'héliciculture est dressé : marché potentiel, critère de choix des espèces à élever, bilan des différentes techniques d'élevage. Enfin, les perspectives du développement futur sont envisagées.

MOTS-CLES : *Helix aspersa* Müller. Héliciculture.

INTRODUCTION.

Les escargots sont appréciés par l'homme depuis fort longtemps, puisque les Grecs et les Romains les consommaient déjà. Par la suite, ils ont été considérés comme "viande bon marché", en particulier d'un grand secours lors des périodes de disette et de famine.

Alors qu'au XVIIIème siècle, le fait de manger des escargots était tombé en désuétude, au XIXème siècle, cela revient à la mode. Depuis cette époque, la consommation n'a fait qu'augmenter. Pour cette raison, le marché français de l'escargot a subi une profonde mutation durant les vingt ou trente dernières années.

Avant la dernière guerre mondiale, les escargots consommés en France provenaient exclusivement du ramassage effectué sur le territoire national. Depuis, les fortes demandes des consommateurs obligent la France à importer de plus en plus d'escargots.

Jusque vers 1935, l'escargot de Bourgogne (*Helix pomatia* L.) est la seule espèce commercialisée. Ramassé et stocké bien souvent de façon abusive, il disparaît totalement de certaines régions. Les besoins en escargots augmentant, l'escargot Petit-gris (*Helix aperta* Müller) est commercialisé à son tour.

La modernisation et la mécanisation de l'agriculture d'une part, et toutes les conséquences qui en résultent (remembrement, arasement des talus et des vieux murets, utilisation plus ou moins abusive des pesticides : herbicides, débroussaillants, etc..., et du sulfate de cuivre) d'autre part, accentuent la raréfaction de l'escargot. De même, le retour à la nature avec le phénomène de la résidence secondaire, et le ramassage trop intensif conduit à la disparition des escargots.

I - IMPORTANCE ECONOMIQUE DE L'ESCARGOT.

La France est le premier pays consommateur et transformateur de l'escargot (30.000 à 40.000 tonnes par an). Cet animal ayant disparu presque totalement de certaines régions, les conserveurs et les transformateurs s'inquiètent de plus en plus de cette situation et sont obligés d'importer massivement les escargots de pays de plus en plus lointains (Europe centrale, Europe de l'est, Moyen-Orient, Afrique du Nord, Indonésie, Taïwan). Ainsi, depuis quelques années, la France importe régulièrement chaque année, de 5 000 à 7 000 tonnes d'escargots frais ou congelés (en 1986 : 5 611 tonnes représentant une valeur de 166,7 millions de francs ; maximum en 1978 : 9 227 tonnes pour 137,4 millions de francs).

De plus, les diverses espèces se raréfient à l'état naturel et le ramassage, qui constitue encore l'essentiel de notre approvisionnement, pourrait d'ici quelques années devenir impossible. Devant ce phénomène, et grâce à une étroite collaboration établie entre les chercheurs, les économistes et les éleveurs, depuis 1980, la France a pu produire en 1987 environ 10 tonnes d'escargots d'élevage.

II - PRINCIPALES ESPECES D'ESCARGOTS ELEVES EN HELICICULTURE.

Sur 400 espèces d'escargots vivant à l'état naturel en France, il n'y en a que deux qui font l'objet de transactions commerciales importantes : l'escargot de Bourgogne ou "gros blanc" (*Helix pomatia* L.) et l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller) (Planche I).

A ces espèces, nous pouvons y ajouter l'escargot Turc (*Helix lucorum* L.) introduit vers 1883 dans la région lyonnaise, et la Mourguette de Provence (*Eobania vermiculata* Müller) qui vit sur le littoral méditerranéen. Enfin, signalons certains élevages d'une variété nord-africaine du Petit-gris présentant des individus plus volumineux : le gros gris d'Algérie (*Helix aspersa maxima* Taylor).

III - DIFFERENTES TECHNIQUES DE L'HELICICULTURE.

Plusieurs techniques sont possibles en héliciculture :

- Elevage en parcs de plein air ou "escargotières" ;
- Elevage sous serre ;
- Elevage en bâtiment conditionné ;
- Elevage mixte.

1. Elevage en parcs extérieurs.

Ce type d'héliciculture n'est guère à conseiller pour plusieurs raisons : impossibilité de contrôler sérieusement l'élevage, dépendance étroite des conditions climatiques, forte mortalité des oeufs et des jeunes à l'éclosion, et problème important de prédation et de parasitisme. Pendant de nombreuses années, les éleveurs ont réalisé des parcs extérieurs, souvent de grande dimension et dont les aménagements étaient parfois très hétéroclites. Cette technique doit être abandonnée.

2. Elevage sous serre.

Afin de mieux maîtriser les conditions climatiques et d'éviter les problèmes de prédation, certains héliciculteurs ont pensé à l'utilisation d'une serre pour l'élevage de l'escargot. Dans la plupart des cas, il s'agit d'éléments de serres "tunnel plastique" d'une longueur

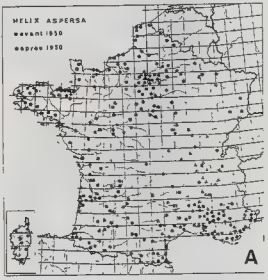
de 6 mètres et d'une largeur équivalente.

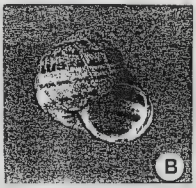
Si ce matériel est peu onéreux et facilement transportable, par contre, une serre est très difficile à climatiser, et, en été, il n'est pas rare que la température atteigne plus de 40°C.

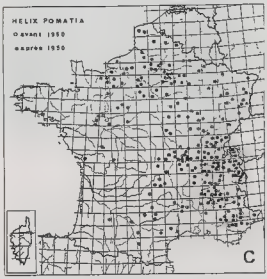
3. Elevage en bâtiment conditionné.

Ce type d'héliciculture est actuellement réalisé à titre expérimental. La technique n'était pas entièrement maîtrisée, et les investissements étant onéreux, il est déconseillé de se lancer actuellement dans une telle opération.

Par contre, il est sûr que cet élevage, réalisé en hors sol et en batterie, est la voie de l'avenir de l'héliciculture.







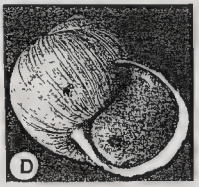


Planche I

A - Répartition de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller) en France.
B - *Helix aspersa* Müller.
C - Répartition de l'escargot de Bourgogne (*Helix aspersa* Linné) en France.
D - *Helix pomatia* Linné.

4. Elevage mixte.

L'élevage de l'escargot Petit-gris selon la technique "mixte" de l'héliciculture comporte une phase reproduction et démarrage des jeunes en bâtiment contrôlé durant l'hiver (janvier à avril) et un engraissement en parcs extérieurs (avril à octobre).

Cette technique est actuellement au point, et permet de produire des escargots adultes et commercialisables en 6 mois.

IV - L'HELICICULTURE DE TYPE MIXTE.

1. Les différentes phases de l'élevage.

Ce type d'héliciculture comporte diverses phases :

a) Hibernation artificielle des escargots adultes "bordés".

Pour cette opération, quelle que soit la période de l'année considérée, l'entrée en hibernation s'effectue sur une période de 15 jours en diminuant simultanément tous les jours la température et la photophase, pour les amener respectivement à 4°C et à 6 heures.

Le stockage des escargots est alors réalisé dans une chambre froide, durant au moins 3 mois et sous les conditions suivantes : température : 4°C ; photophase : 8 heures.

b) Réveil des escargots reproducteurs (10 jours).

Les escargots en hibernation sont placés directement dans un local contrôlé où la température est de 20° ± 2°C, l'humidité de 85 ± 5 % Hr et la photopériode de 16 heures de photophase / 8 heures de scotophase. Le réveil des individus est obtenu au bout de 1 à 8 jours, après les avoir légèrement arrosés.

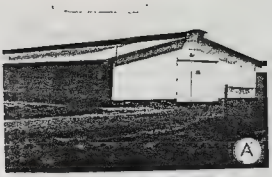
c) Conditionnement des géniteurs pour la reproduction (3 semaines).

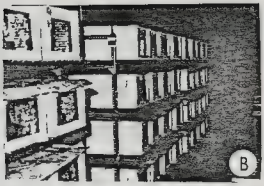
Il s'agit d'un local isolé, conditionné, et entièrement clos (Pl. II,A). A l'intérieur se dresse un certain nombre de portiques métalliques comportant 4 ou 5 étagères permettant de disposer plusieurs enceintes d'élevage par niveau (Pl. II, B). La température, l'humidité relative et la lumière sont contrôlées (20 ± 2°C ; 85 % Hr ; 16 h de photophase / 8 h de scotophase pour une lumière fournie par des tubes fluorescents type "lumière rouge").

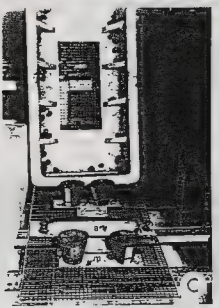
Chaque enceinte d'élevage est constituée d'une boite de polystyrène (76 x 34 x 22 cm) représentant une surface au sol de 0,258 m^2 et un volume disponible de 0,055 m^3 (Pl. II,C,D). Le couvercle de la boite et deux de ses côtés présentent une ouverture garnie d'un grillage à maille carrée afin que l'intérieur soit suffisamment éclairé et bien aéré. Le plancher de l'enceinte est constitué d'une plaque grillagée recouverte d'une nappe de géotextile "Bidim" (textile non tissé obtenu à partir de filaments continus 100 % polyester, et capable de retenir 3 à 4 litres d'eau) constamment imbibée d'eau. De la nourriture et de l'eau sont mises à la disposition des individus qui retrouvent progressivement une certaine activité nutritionnelle. On place 100 individus adultes "bordés" par enceinte (soit environ 1 kg).

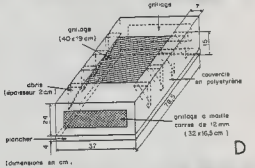
d) Reproduction (12 semaines).

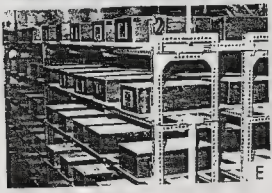
Dès que l'on observe suffisamment d'accouplements, on place dans les enceintes des pots de pontes (6 par enceinte) en terre cuite (diam. :9 cm ; H : 9 cm) utilisés par les pépiniéristes et renfermant de la terre meuble. Ces pots sont retirés dès qu'ils contiennent une ponte. Cette phase de l'élevage s'effectue pendant 12 semaines comptées à partir du jour où est enregistrée la première ponte.

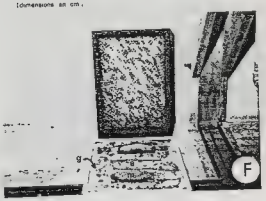












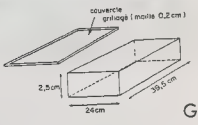


Planche II

A - Bâtiment d'élevage conditionné type "reproduction - écloserie - nursery".
B - Supports et boîtes d'élevage type "reproduction".
C - Enceinte d'élevage type "reproduction" (couvercle relevé) (a : abreuvoir; m : mangeoire : p : pot de ponte).
D - Schéma d'une enceinte "reproduction".
E - Supports et boîtes d'élevage type "nursery 1er âge".
F - Enceinte d'élevage type "nursery 1er âge (couvercle relevé) (a : abreuvoir ; g : géotextile "Bidim" ; m : mangeoire).
G - Schéma d'une enceinte "nursery 1er âge".

e) Incubation des oeufs et éclosion des nouveau-nés (8 jours).

Les pontes sont retirées des pots de terre et lavées à l'eau courante durant quelques instants au-dessus d'un tamis afin de supprimer la terre et les Nématodes parasites. Les oeufs sont ensuite déposés dans des petites boîtes de plexiglas dont le fond est muni d'un grillage plastique placé sur un support maintenu toujours humide (nappe de Bidim). Cette opération est réalisée dans une petite salle entièrement close et conditionnée (25 ± 1°C ; 100 % Hr ; 12 heures de photophase / 12 heures de scotophase par tube fluorescent type "lumière du jour").

L'éclosion des nouveau-nés est ainsi obtenue en 8 ± 1 jour.

f) Croissance des "jeunes 1" (1mois environ)

A mesure que les éclosions s'effectuent, on récupère les escargots nouveau-nés fixés sur les plaques de plexiglas recouvrant les enceintes d'incubation, et on les place dans les enceintes "nursery 1er âge", à raison de 20 g par boîte (Planche II, E).

Chaque enceinte d'élevage est constituée d'une boîte en bois contreplaqué (39,5 x 24 x 12,5 cm) représentant une surface au sol de 0,081 m^2 et un volume disponible de 0,010 m^3 (Pl. II, F, G). Le couvercle de la boîte présente une large ouverture garnie d'un grillage à maille carrée. Le plancher comporte un plateau en plastique thermoformé recouvert d'une nappe de géotextile "Bidim" constamment imbibée d'eau. Aucun tri n'est effectué durant cette période (1 mois) et les individus ont toujours de l'aliment composé à leur disposition. Cette phase de l'élevage est réalisée dans le bâtiment "nursery" (20 ± 2°C ; 85 ± 5 % Hr ; 12 h de photophase / 12 h de scotophase par tube fluorescent type "lumière du jour").

g) Engraissement en parc extérieur (d'avril à octobre).

Les jeunes escargots âgés en moyenne d'un mois, sont placés dans des parcs d'élevage extérieurs en les disposant de façon régulière (Pl. III). Il s'agit de parcs rectangulaires assez étroits (6,50 m x 1,20 m) permettant de manipuler et de nourrir des escargots sans pénétrer à l'intérieur. Les parois sont constituées de plaques de fibrociment de 10 mm d'épaisseur dont la base est enterrée sur 20 cm environ. Le dessus des parcs comprend des chassis de bois mobiles garnis de grillage à maille fixe.

Afin de lutter contre les prédateurs terrestres (mulots, rats, campagnols, etc...) qui pourraient pénétrer dans les enceintes, le sol de chaque parc est préalablement ôté sur une profondeur de 40 cm. On y place un grillage plastifié à maille carrée de 1 cm de côté et on remet la terre initiale. Enfin, du ray-grass recouvre entièrement le sol afin de maintenir une certaine humidité, les escargots détestant une terre dénudée de toute végétation.

Au centre de chaque parc, on place un abreuvoir contenant de l'eau. Près des parois, on dispose des abris mangeoires linéaires surmontés chacun d'un toit en bois protégeant la nourriture. Afin de maintenir une certaine humidité (Hr > 60 %) à l'intérieur des parcs et d'éviter l'estivation des escargots durant les mois chauds de juillet et août, un arrosage automatique est assuré à l'aide d'un tuyau muni de 6 buses et placé au-dessous des chassis.

Remarque : La nourriture fournie aux escargots durant l'élevage "mixte" est un aliment composé, sous forme de poudre, placé dans les diverses mangeoires ad libitum et renfermant 11,8 % de matière azotée totale, 2,5 % de cellulose et 36,6 % de matières minérales.

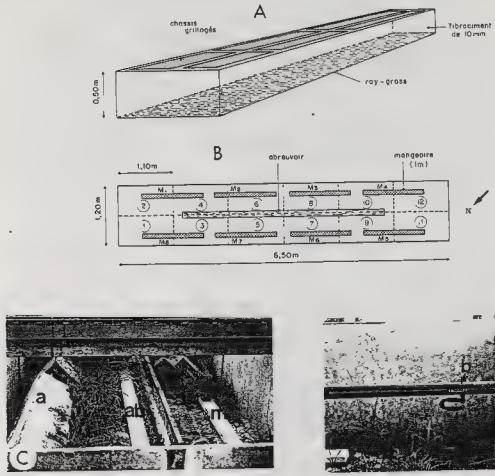


Planche III

A - Vue extérieure d'un parc d'élevage à escargots.
B - Aménagement intérieur avec abris mangeoires (M_1 à M_8) et abreuvoir central.
C - Détail de l'intérieur d'un parc (a : abri ; ab : abreuvoir ; m : mangeoire et son abri retourné sur le côté gauche).
D - Système d'arrosage automatique du parc (b : buse).

2. La production hélicicole obtenue .

Il est possible de donner un certain nombre de résultats intéressants qui permettent aux héliciculteurs d'avoir des données de référence pour leur élevage.

Au cours de l'hibernation artificielle qui dure au moins 3 mois, la mortalité des escargots adultes est actuellement d'environ 8 $\pm$ 2 % (95 à 100 % en 1982).La phase "reproduction" permet de produire en moyenne 65 escargots nouveau-nés par reproducteur mis dans les enceintes (Tabl. I).

Tableau I

Résultats concernant l'héliciculture pour la phase "reproduction - éclosion des jeunes" de l'élevage de l'escargot Petit-gris, réalisé en bâtiment conditionné (durée : 12 semaines ; effectif : 1000 reproducteurs ($\bar{m} \pm$ E.S.).

Taux d'accouplement ..... 74,2 ± 2,8 %

$$\frac{\text{nombre d'individus qui s'accouplent}}{\text{nombre total d'individus}} \times 100$$

Taux de reproduction ..... 70,9 ± 2,1 %

$$\frac{\text{nombre d'individus qui pondent}}{\text{nombre total d'individus}} \times 100$$

Taux de fertilité ..... 95,5 ± 2,5 %

$$\frac{\text{nombre d'individus qui pondent}}{\text{nombre d'individus qui s'accouplent}} \times 100$$

Taux de natalité ..... 81,3 ± 8,4 %

$$\frac{\text{nombre de jeunes éclos}}{\text{nombre d'oeufs pondus}} \times 100$$

Coefficient de fécondité..... 111,8 ± 32,4 oeufs/ponte

nombre d'oeufs par ponte

Durée d'incubation ..... 8 ± 1 jour

durée qui s'écoule entre la ponte et l'éclosion des oeufs d'une ponte donnée

Durée d'éclosion ..... 1,5 ± 0,5 jours

durée qui s'écoule entre le début et la fin de l'éclosion d'une ponte donnée

Rendement de reproduction..... 64,6

$$\frac{\text{nombre de jeunes éclos de 1 jour}}{\text{nombre de reproducteurs placés en élevage}}$$

(1 reproduction = 65 jeunes éclos)

Durant la phase "nursery", la mortalité est relativement faible (12 ± 2 %).

Au cours de l'engraissement effectué dans les parcs extérieurs, d'avril à octobre, quel que soit l'âge des jeunes escargots placés dans ces enceintes, la production est importante (4 kg/m^2), la mortalité est faible (3 %), l'effectif d'escargots "bordés" est élevé (90 %), tous les individus sont commercialisables (absence de petits ayant D > 15 mm) et la consommation en aliment composé est peu importante (1,30 kg d'aliment pour produire 1kg d'escargots vivants, en 6 mois). (Tableau II)

Remarque : Il est bon de noter que cette technique de l'héliciculture "mixte" est également applicable à l'escargot "gros gris d'Algérie" (*Helix aspersa maxima* Taylor). Dans ce cas, la production atteint 5,7 kg/m^2, la mortalité est de 6 % et 90 % des individus sont bordés en 6 mois.

Tableau II

Principaux résultats concernant des populations d'escargots Petits-gris (*Helix aspersa* Müller) engraissés en parcs extérieurs d'avril à octobre 1987, en fonction de l'âge des individus à leur mise en parc (N = 3 000 individus / parc, soit : 385 escargots / m^2.

Parcs / Paramètres	P1	P2	P3
Date de naissance des escargots	15/5/87	6/5/87	28/4/87
Age des individus à la mise en parc	4 semaines	5 semaines	6 semaines
Durée de l'engraissement en parc extérieur	15/6/87 au 1/10/87	15/6/87 au 1/10/87	15/6/87 au 1/10/87
Biomasse : - initiale : - au 1/10/87 :	768 g 30 036 g	890 g 32 054 g	1 410 g 31 373 g
Poids moyen des escargots : - initial - au 1/10/87 :	256 mg 10,51 g	297 mg 10,32 g	470 mg 10,74 g
Mortalité	4,8 %	1,1 %	2,4 %
Individus "bordés"	90,3 % ($\bar{P}$= 10,5g)	87,5 % ($\bar{P}$=10,8g)	99,1 % ($\bar{P}$=10,7g)
Individus "non bordés" (D > 15 mm)	9,7 % ($\bar{P}$=6,0g)	12,5 % ($\bar{P}$=5,0g)	0,9 % ($\bar{P}$=8,0g)
Individus dont D < 15 mm	0 %	0 %	0 %
Date d'obtention des premiers escargots"bordés"	22/6/87	22/6/87	22/6/87
Production d'escargots/m^2 de parc	3,8 kg/m^2	4,0 kg/m^2	3,8 kg/m^2
Quantité d'aliment composé nécessaire pour produire 1 kg d'escargots vivants (phase nursery comprise)	1,30	1,30	1,20

V - PERSPECTIVES ET CONCLUSION.

S'il est possible d'affirmer que l'héliciculture selon la technique "mixte" est actuellement au point, il reste encore cependant certains problèmes à résoudre ou à affiner comme celui de la production de géniteurs performants.

L'avenir de l'héliciculture peut se présenter sous deux aspects :

* Elevage "mixte" permettant à certaines catégories socio-professionnelles d'obtenir un complément de revenu, sans être obligés d'effectuer de gros investissements ;
* Elevage entièrement en bâtiment et hors sol, par bandes, offrant la possibilité de produire de façon intensive et tout au long de l'année, des escargots de qualité.

Enfin, si la France, actuellement reconnue comme le leader dans le domaine de l'héliciculture, veut conserver sa place, il est nécessaire d'une part, de poursuivre et d'intensifier les recherches tant fondamentales qu'appliquées, et d'autre part, de ne pas separer les chercheurs, des économistes et des professionnels.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

CHARRIER, M. et DAGUZAN, J., 1978. Etude de la croissance de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). Haliotis, 9, n°1 : 15-18.

DAGUZAN, J., 1981. Contribution à l élevage de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). I. Reproduction et éclosion des jeunes, en bâtiment et en conditions thermohygrométriques contrôlées. Ann. Zootechn. INRA, 30, n°2 : 249-272.

DAGUZAN, J., 1981. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). II. Evolution de la population juvénile, de l'éclosion à l'âge de 12 semaines, en bâtiment et en conditions thermohygrométriques contrôlées. Ann. Zootechn. INRA, 31, n°2 : 87-112.

DAGUZAN, J., 1981. L'élevage de l'escargot ou héliciculture. Entretiens de Bourgelat, LYON, 1 : 235-241.

DAGUZAN, J., 1983. L'escargot et l'héliciculture. Inf. Techn. Serv. Vétér., Paris, 206 p.

DAGUZAN, J., 1985. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). III. Elevage mixte (reproduction en bâtiment contrôlé et engraissement en parc extérieur) : activité des individus et évolution de la population juvénile selon la charge biotique du parc. Ann. Zootechn. INRA, 54, n°2 : 127-148.

DAGUZAN, J., 1986. Recherches écophysiologiques sur l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) en vue de son élevage ou héliciculture : importance de la taille et de l'âge des jeunes, de la date de leur mise en engraissement en parcs extérieurs et de la charge biotique. Malacologia, 12 p. (sous-presse).

DAGUZAN, J. et BONNET, J.C., 1987. Contribution à l'élevage mixte de l'escargot Helix aspersa Müller : importance de la charge biotique et des abris-mangeoires. Bull. Inf. Techn. I.T.A.V.I., sur "l'élevage de l'escargot", Paris, 8 p.

GUEMENE, D. et DAGUZAN, J., 1982. Variations des capacités reproductrices de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) (Mollusque Castéropode Pulmoné Stylommatophore). I. Accouplement et ponte. Ann. Zootechn. INRA, 31, n°4 : 369-390.

GUEMENE, D. et DAGUZAN, J., 1983. Variations des capacités reproductrices de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) (Mollusque Castéropode Pulmoné Stylommatophore) II. Incubation des oeufs et éclosion des jeunes. Ann. Zootechn. INRA. 32, n°4 : 525-538.

LE CALVE, D., 1985. Etude de l'incubation de l'oeuf de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller). Bull. Inf. Techn. I.T.A.V.I. sur "l'élevage de l'escargot", Paris, 10 p.

LE GUHENNEC, M. et DAGUZAN, J., 1983. Rôle de la lumière sur la reproduction de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller). C. R. Ac. Sc., Paris, 297, 141-144.

MORAND, S., 1986. Angiostoma aspersae n.sp. (Nematoda Angiostomatidae), parasite de Helix aspersa Müller (Castropoda, Helicidae). Bull. Mus. nat., Paris, 4ème Sér , 8 A, n°1 : 111-115.

MORAND, S. et PETTER, A.J., 1986. Nemhelix bakeri n. gen., n. sp. (Nematoda : Cosmocercinae) parasite de l'appareil génital de Helix aspersa (Gasteropoda, Helicidae) en France. Can. J. Zool., 64 : 2008-2011.

MORAND, S. et BONNET, J.C., 1987. Importance des Nématodes en Héliciculture et méthode de prophylaxie. Haliotis, 18 (sous-presse).

MORAND, S. et DAGUZAN, J., 1986. Contribution à l'étude du parasitisme de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller) : premiers résultats concernant l'Acarien Riccardella limacum (Schrank) et le Nématode Alloionema appendiculacum (Schneider). Haliotis, n°15 : 31-40.

HALIOTIS, 19 (1989) : 177-182.

DIFFERENCES OF REACTIONS BETWEEN TWO POPULATIONS OF ADULT AND JUVENILE SNAILS *HELIX ASPERSA* (MULLER) IN RELATION TO HIGH TEMPERATURES COMBINED WITH HIGH OR LOW RELATIVE HUMIDITIES.

par

E. PANA, M. LAZARIDOU-DIMITRIADOU and M.E. KATTOULAS.
Laboratoire de Zoologie, Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université de Thessalonique, 54006 Grèce.

RESUME : DIFFERENCES DE REACTIONS ENTRE DEUX POPULATIONS D'ESCARGOTS *HELIX ASPERSA* (MULLER) ADULTES ET JUVENILES EN RELATION AVEC DES TEMPERATURES ELEVEES ASSOCIES A DES HUMIDITES RELATIVES ELEVEES OU FAIBLES.

La comparaison faite entre deux populations issues de régions différentes de la Grèce (Crète et le continent) avec une différence significative de taille montre que les escargots les plus petits, dans des conditions de températures élevées (30°C et 35°C) et d'humidité relative basse (30 %) perdent plus de poids et survivent mieux que les escargots les plus grands. De plus, les différences de mortalité des juvéniles, et les différences de perte de poids dans des conditions citées plus haut, des escargots de la même taille mais d'origine différente peuvent refléter une sorte de différenciation dans l'adaptation microgéographique entre ces populations.

MOTS-CLES : Adaptation, Thermohygrométrie, Pertes de poids, Mortalité.

ABSTRACT :

Comparisons made between two populations originating from different regions of Greece (Crete and the continent) and showing a statistically significant difference in their mean size, showed that smaller snails under conditions of high temperatures (30°C and 35°C) and low humidity (30 % r.h.) lose less weight and survive better than bigger ones. Additionally, differences in the mortality of juveniles, as well as, differences in the weight-losses under the above conditions, between snails of almost the same size but from different origin may reflect some kind of adaptative microgeographic differenciation between the above populations.

KEY-WORDS : Adaptation. Thermohygrometry, Weight-loss, Mortality.

INTRODUCTION.

Variation in the shell size of adult snails has been observed in various species as *Cepaea nemoralis* (LAMOTTE, 1951), *Cepaea hortensis* (HAKKINEN & KOPONEN, 1982), *Arianta arbustorum*(BURLA & STAHEL, 1983), *Helix aspersa* (LAZARIDOU-DIMITRIADOU et al.,1983) and *Helix pomatia* (STEPCZAK, 1976).

In some cases it has been shown that this variation is probably genetically determined and there are some suggestions that this character is subject to natural selection.

The shell size of adult *Helix aspersa* (Müller), living in Greece, varies within population and even more between populations. The size of the shell shows a tendency to decrease

in the southern most islands of its distribution. This may be part of a more general genetic adaptation to the various climatic conditions that occur in these areas.

The aim of this experiment is to investigate the reactions under various temperatures and relative humidities, of adult and juvenile animals coming from different regions of Greece where they show a statistically different mean size.

METHODS.

The animals used for the experiment, were collected in October 1986 from Athens and in February 1987 from Iraklio (Crète) and they were transported to Thessaloniki. Before the experiments, the animals were put at a temperature of 20°C in glass boxes and were kept active by regulal dampening and feeding.

For the purpose of our study 4 experiments were held. Two temperatures (30°C and 35°C) combined with two different humidities (30 % and 99 %) were tested. Each experimental group consisted of twenty-four animals, 12 from Crete and 12 from Athens as shown in Table I.

For each group there was also a replicate. Extra individuals were assigned to each experimental group as potential replacements. Before the beginning of the experiments, the animals were marked, weighed and the largest diameter, the thickness of the shell and the area of the aperture were measured. For the measurement of the thickness of the shell a special micrometer (of accuracy 0.01 mm) with conical measuring points was used. The thickness was measured at three different points, lying on the same line around the circumference, one cm back from the edge of the aperture in order to avoid the thickened edge of the peristome. The largest diameter was measured with a caliper (of accuracy 0.05 mm).

The area of the aperture of the shell was calculated with the aid of a planimeter after the projection of it on a piece of paper.

The experiments were conducted in two thermoregulating chambers (Rumed, type 7.701) at 30°C and 35°C. In each chamber 8 fluorescent lamps, regulated by a time switch, gave a photoperiod time of 14 hours light, 10 hours dark according to the summer time conditions prevailing in Greece. In each chamber four transparent glass containers were placed, measuring 40 x 40 x 25 cm^3 and housing one of the experimental groups. In order to achieve a relative humidity of 30 ± 2 % in each container, the methodology of LAZARIDOU-DIMITRIADOU & SAUNDERS (1986) was followed. For the relative humidity of 99 % plain water was used.

The humidity inside the container was measured with an hygrometer (type 6.400 hygrotest) and the temperature of the air, the surface of the shell and the body of the snails with special thermocouples of a testoterm 9.500.

Every morning the state of the animals was noted. Every four days old lettuce leaves were removed and new ones were placed.

RESULTS.

After the homogeneity test between each experimental group and its replicate, it was found that the measurements taken could be combined.

The means of all the measurements (largest diameter, weight, thickness of the shell, aperture area) taken on the snails before the beginning of the experiments are shown in Table I. In the same table the percentage of deaths that appeared during the experiments are also shown. From the above measurements it can be calculated the coefficient correlation

between the different parameters.

The thickness of the shell seems to increase with the size of the shell ($r = 0.578$ for $n = 133$) and the differences between the thickness of shells from the two areas seem to be connected mostly with the differences of the shell size of these snails.

The aperture area increases with the largest diameter of the shell and the coefficient correlation between the largest diameter and the aperture area is 0.925 for $n = 135$.

All of the animals used in the combination of high humidity (99 %) with high temperature (35°C) had died within 24 hours, while in the combinaison of 99 % rh and 30°C all of the animals had died within 4 days. The other two experiments continued for 20 days.

The mean weight losses of the 8 animals for all the experimental combinaisons appear in Table II. This loss represents the difference between the initial weight and the one at the end of the experiment. Comparing the weight loss among bigger adults (Ad), smaller adults (ad) and juveniles (juv.) from Crete and Athens it was found that there was a statistically significant difference in the weight loss between : a) Ad from Athens and Ad from Crete, ad from Athens and ad from Crete, juveniles from Athens and juveniles from Crete, Ad and juveniles from Athens and ad and juveniles from Athens, for the experimental combination of 30°C and 30 % r.h.; b) juveniles from Athens and juveniles from Crete for the experimental combinaison of 30°C and 99 % r.h. ; c) Ad from Athens and ad from Crete, Ad from Athens and juveniles from Athens and ad from Athens and juveniles from Athens in the experimental combinaison of 35°C and 30 % r.h. ; d) ad from Athens and ad from Crete, ad from Athens and juveniles from Athens and ad from Athens and Ad from Crete in the experimental combinaison of 35°C and 99 % r.h.

The temperature of the shell and the body was the same with that of the air of the containers except for the body temperature of juveniles under low relative humidity (30%) combined with high temperature (35°C) where it was 1°C lower than the one of the adults and of the air.

DISCUSSION.

The experimental conditions used, simulated the field conditions in Southern Greece during summer, especially the conditions of low relative humidity combined with high temperatures.

As for humidity which plays a very important role in the snail life, may fluctuate less and be higher in thick vegetation, even though the general climatic condition are very dry (GEIGER, 1959 ; ELTON, 1966) ; even small patches of dense vegetation may provide a very high humidity (VAN HEERDT & MORRER BRUIJNS, 1960). So the general climate may play a less important role in the snail life than the microclimatic conditions. Even though the general climate of Athens seems to be more aride, according to Emberger's formula, the main natural biotope of the Athens snails, which is found on Lycavitos, provides better protection for the snails because of the presence of Agavia and Opuntia plants and pine trees. When low r.h. prevails snails can be protected under the leaves of these plants. On the contrary the natural biotope of the Iraklion snails offers no such protection to the snails, since vegetation (of phrygana type) is scattered. Therefore, the microclimate conditions in Athens are more favourable than those in Iraklion.

Table I. Various measurements taken in the beginning of each experiment (where D = mean value of the largest diameter in mm; w = mean weight in gr; T = mean thickness in mm; A = mean aperture area in cm^2; Ad=bigger adults;ad=smaller adults;juv=juveniles).

		ATHENS				IRAKLIO			
		D	W	T	A	percentage of deaths	D	W	T	A	percentage of deaths
I	Ad	39.09±1.44	16.04±1.71	0.43±0 07	4 65±0.32	25%	33.13±1.22	10.15±1.13	0.34±0.07	3.51±0.32	12.5%
30ºC x 30%	ad	36.11±1.53	12.49±1.31	0.36±0.05	3.89±0 36	37 5%	30 54±1.64	7 92±1.33	0.32±0 07	2.49±0.69	12.5%
	juv.	23.68±2.88	3.37±1.25	0.25±0.07	1.98±0.62	50%	24.88±0 82	4 21±0.35	0.27±0 04	1.86±0.44	0%
II	Ad	39.90±0.99	14.37±2.39	0.38±0 06	4.94±0.32	100%	33.02±0.85	8.20±1.10	0.30±0.03	3.46±0.37	100%
30ºC x 99%	ad	36.07±1.35	13.43±2.00	0.37±0.09	4 16±0.22	100%	30 43±0.82	7.71±0.97	0.27±0.05	2.85±0.35	100%
	juv.	25.89±5.22	4.36±2.26	0.33±0.11	2.30±0.89	100%	27.80±3.01	3.60±1.47	0.27±0.04	2.21±0.31	100%
III	Ad	41.02±0.97	15.78±0.90	0.31±0.06	4.63±0.32	50%	35.05±1.14	8.98±1.02	0.46±0.10	3 51±0.32	62.5%
35ºC x 30%	ad	36.13±1.34	13.73±2.32	0.35±0.09	3.89±0.36	50%	30.54±1.56	7.35±1.42	0.40±0.08	2.49±0.69	62.5%
	juv.	24.33±5.73	3.66±2.39	0.24±0.02	1.98±0.62	87.5%	24.59±2.03	4.41±1.12	0.24±0.02	1.86±0.44	37.5%
IV	Ad	39.71±0.32	14.55±1.13	0.35±0.05	4.95±0.36	100%	35.03±1.28	12.35±1.36	0.40±0.09	3.55±0.17	100%
35ºC x 99%	ad	36.51±1.29	12.47±2.30	0.37±0.06	4.38±0.32	100%	30.09±1.20	8 81±1.22	0.39±0.07	3.00±0 36	100%
	juv.	26.77±0.67	4.79±0.68	0.31±0.06	2.40±0.91	100%	24.33±1.98	3.75±0.92	0.28±0.05	2.38±0.79	100%

Table II. Mean values of weights loss and the comparisons (t test) between the means of categories in each experimental combination (where w_1 = mean value of the weight loss of 8 animals from their initial weight in the beginning of each experiment, ± standard deviation of the mean; AdA = adults from Athens (D > 37.00 mm); adA = adults from Athens (D < 37.00 mm); juv_A = juveniles from Athens; AdC = adults from Iraklio (D > 32.00 mm); adC = adults from Iraklio (D < 32.00 mm); juv.C = juveniles from Iraklio (Crete); * = P < 0.5; ** = P < 0.1; *** = P < 0.01.

EXPERIMENT	I		II		III		IV	
DATA	30ºC x 30 %		30ºC x 99 %		35ºC x 30 %		35ºC x 99 %	
1 2								
AdA x AdC	w_1=2.05±0.72	t=4.175	w_1=0.47±0.43	t=1.375	w_1=1.69±0.81	t=3.284	w_1=0.11±0.11	t=1.429
	w_2=0.76±0.49	***	w_2=0.23±0.28		w_2=0.69±0.32	**	w_2=0.05±0.04	
adA x adC	w_1=2.02±1.13	t=3.180	w_1=0.24±0.11	t=0.982	w_1=1.10±0.38	t=0.489	w_1=0.35±0.31	t=2.492
	w_2=0.71±0.30	**	w_2=0.69±1.30		w_2=0.99±0.45		w_2=0.06±0.08	*
juv.A x juv C	w_1=0.34±0.20	t=2.585	w_1=0.30±0.21	t=2.539	w_1=0.64±0.41	t=0.092	w_1=0.08±0.05	t=1.461
	w_2=0.68±0.31	*	w_2=0.11±0.06	*	w_2=0.63±0.36		w_2=0.05±0.04	
AdA x adA	w_1=2.05±0.72	t=0.058	w_1=0.47±0.43	t=1.478	w_1=1.69±0.81	t=1.900	w_1=0.11±0.11	t=2.012
	w_2=2.02±1.13		w_2=0.24±0.11		w_2=1.10±0.38		w_2=0.35±0.31	
AdC x adC	w_1=0.76±0.49	t=0.271	w_1=0.23±0.28	t=1.001	w_1=0.69±0.32	t=1.579	w_1=0.05±0.04	t=0.377
	w_2=0.71±0.30		w_2=0.69±1.30		w_2=0.99±0.45		w_2=0.06±0.08	
AdA x juv.A	w_1=2.05±0.72	t=6.480	w_1=0.47±0.43	t=1.009	w_1=1.69±0.81	t=3.288	w_1=0.11±0.11	t=0.859
	w_2=0.34±0.20	***	w_2=0.30±0.21		w_2=0.64±0.40	**	w_2=0.08±0.05	
AdC x juv.C	w_1=0.76±0.49	t=0.421	w_1=0.23±0.28	t=1.131	w_1=0.69±0.32	t=0.354	w_1=0.05±0.04	t=0.412
	w_2=0.68±0.31		w_2=0.11±0.06		w_2=0.63±0.36		w_2=0.05±0.04	
adA x juv.A	w_1=2.02±1.13	t=4.149	w_1=0.24±0.11	t=0.744	w_1=1.10±0.38	t=2.309	w_1=0.35±0.31	t 2.439
	w_2=0.34±0.20	***	w_2=0.30±0.21		w_2=0.64±0.41	*	w_2=0.08±0.05	*
adC x juv.C	w_1=0.71±0.30	t=0.206	w_1=0.69±1.30	t=1.270	w_1=0.99±0.45	t=1.82	w_1=0.06±0.08	t=0.626
	w_2=0.68±0.31		w_2=0.11±0.06		w_2=0.63±0.36		w_2=0.05±0.04	
adA x AdC	w_1=2.02±1.13	t=2.890	w_1=0.24±0.11	t=0.458	w_1=1.10±0.38	t=2.347	w_1=0.35±0.31	t=2.651
	w_2=0.76±0.49	*	w_2=0.23±0.28		w_2=0.69±0.32	*	w_2=0.05±0.04	*

The adult animals from each locality, used in the experiments were divided in subgroups according to their size in order to examine whether there exist any differences in relation to tolerance and mortality among adults of different size and between adults and juveniles.

According to HOGBEND & KIRK (1944) in dry atmosphere, when the shell aperture is not sealed, evaporation takes place through it and thus the temperature of the snails is lower than the one of the ambiant air. Since, juvenile snails had not formed a thick epiphragm as the adults, the difference of 1°C in the body temperature, between adults and juveniles, in the experimental combinaison of 30 % r.h. and 35°C, is explicable.

MACHIN (1967) showed that the total rate of water-loss from the shell depends strictly on its thickness and surface area. Additionally, differences in the shell thickness are reported in some cases and sometimes are related with the aridity (POLLARD, 1975 ; BAR, 1978). POLLARD (1975) suggests that thicker shells of *Helix pomatia* are found where the climate is more continental and BAR (1978) showed a correlation between shell thickness of *Theba pisana* and aridity along two transects in Israel while Cowie (1984) found no such correlation in the same species. In our case the difference that existed between the shell thickness of the snails coming from Crete or Athens seems to be correlated mostly with the difference in their size and not with the climate. The same result is found when comparisons are made between samples from different parts of Crete and Peloponnesos with the same climate and differences in the shell size or with the same shell size and different climatic conditions (e.g. snails coming from Tzermiada - Sparti or Sitia - Naupaktos respectively).

The size of the aperture area is very important being the main site of water-loss even when the mantle regulates evaporation (MACHIN, 1967). So water-loss in species living in drier habitats can be reduced by a smaller aperture area (MACHIN, 1967 ; GEBHART & DUNKEL, 1953). Since the aperture area of the snails used is correlated with the shell size (bigger snails have a larger aperture area) increased water-loss in bigger snails is explicable.

COOK & O'DONALD (1971) in their laboratory investigation upon shell size in overwintering *Cepaea nemoralis* suggested that cooler conditions favoured larger shell sizes in this species. Additionally, KNIGHTS' (1979) experiment demonstrated directional and divergent selection on shell size in *Cepaea hortensis* ; smaller snails survived better in unshaded or warmer conditions, while larger snails survived better in shaded or cooler conditions. In our experiment 70 % of the snails with larger shell size exhibite higher mortality than the ones with smaller shell size, in low relative humidities.

GARCIA (1977) showed for the land snail *Cepaea nemoralis*, that juveniles lost relatively more weight, but suffered lower mortality than adults when exposed to high temperatures. COWIE (1985) also found that in dry conditions in his experimental tubes, juveniles were more tolerant than the adults. In humid tubes, this difference was much more reduced. In our experiment in the low humidity combinaisons, juveniles from Crete showed a lower mortality than adults, while juveniles from Athens showed a lower mortality than adults ; additionally, the mortality of juveniles from Athens is much higher than the mortality of juveniles from Crete. This higher mortality in juveniles from Athens may reflect some kind of adaptative microgeographic differenciation between the two combinaisons of low humidity the weight-loss of smaller adults (ad) from Athens is statistically different and more important than the one of bigger adults (Ad) from Crete, even though the difference in their largest diameter is not so important.

REFERENCES.

BAR, Z., 1978. Variation and natural selection in shell thickness of Theba pisana along climatic gradients in Israël. J. Moll. Stud., 44 : 322-326.

BURLA, H. & W. STAHEL, 1983. Altitudinal variation in Arianta arbustorum (Molluscan Pulmonata) in the Swiss Alps. Genetica, 62 : 95-108.

COOK, L. & P. O'DONALD, 1971. Shell size and natural selection in Cepaea nemoralis. In : Ecological Genetics and Evolution, Ed. E.B. Creed., 93-108.

COWIE, R., 1984. Shell thickness in the land snail Theba pisana (Pulmonata Helicidae). Biol. J. Linn. Soc., 21 : 423-429.

COWIE, R., 1985. Microhabitat choise and high temperature tolerance in the land snail Theba pisana (Mollusca : Gastropoda). J. Zool., Lond. (A), 207 : 201-211.

ELTON, C.S., 1966. The pattern of animal communities. London : Methuen.

GARCIA, M.C.L.R., 1977. Ecophysiologie de l'escargot Cepaea nemoralis (L.) (Helicidae) quelques conséquences de l'échauffement par l'énergie rayonnée. Archs. Zool. exp. gén., 118 : 495-514.

GEBBART-DUNKEL, E., 1953. Die trockenresistenz bei Gehauseschnecker. Zool. Jb (Zool.), 64 235-266.

GEIGER, R., 1959. The climate near the ground. Cambridge, Mass. : Harvard University Press.

HAKKINEN, I. & S. KOPONEN, 1982. Two marginal population of Cepaea hortensis : morph frequency, shell size and predation. Hereditas, 97 : 163-166.

HOGBEND, L. & R.L. KIRK, 1944. Studies in temperature regulation. I. The pulmonata and oligochaeta. Proc. R. Soc. (B), 132 :234-252.

KNIGHTS, R.W., 1979. Experimental evidence for selection on shell size in Cepaea hortensis (Müll). Genetica, 50, 1 : 51-60.

LAMOTTE, M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de Cepaea nemoralis (L.). Bull. Biol. Fr. Belg. (Suppl.), 35 : 1-28.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M., M. KATTOULAS & A. STAIKOU, 1983. Searching for the factors that provoke differences in size and weight of snails (Helix aspersa,Muller) from two different populations, one from the island of Crete and the other from Peloponnesos (Greece) J. Moll. Stud., Suppl., 12A : 89-93.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M. & D. SAUNDERS, 1986. The influence of humidity, photoperiod, and temperature on the dormancy and activity of Helix lucorum L. (Gastropoda, Pulmonata). J. Moll. Stud., 1-10.

MACHIN, J., 1967. Structural adaptation for reducing water-loss in three species of terrestrial snail. J. Zool., Lond., 152 : 55-65.

POLLARD, E., 1975. Differences in shell thickness in adult Helix pomatia L. from a number of localities in Southern England., Oecologia (Berl.), 21 : 85-92.

STEPCZAK, K., 1976. Occurance, resources, exploitation and preservation of the Roman snail (Helix pomatia L.) (In Pollard). Univ. im. A. Mickiewicza w Pornaniu. Ser. Zool., 3 : 1-68.

VAN HEERDT, P.F. & M.F. MORRER BRUIJNS, 1960. A biocoenological investigation in the yellow dune region of Terschelling. Tijdschr. Ent., 103 : 225-273.

HALIOTIS, 19 (1989) : 183-188.

ETUDE DE LA MATURATION GONADIQUE DE LA SEICHE, *SEPIA OFFICINALIS* L. DES COTES NORMANDES

par

Amel MEDHIOUB et Eve BOUCAUD-CAMOU

Laboratoire de Zoologie, Université de CAEN, 14032 CAEN CEDEX

ABSTRACT A SURVEY OF GONAD MATURATION OF THE CUTTLEFISH *SEPIA OFFICINALIS* L. FROM THE NORMANDY COAST

A survey of the state of gonad maturation of more than 2600 cuttlefishes caught by trawlers from Port-en-Bessin between November 1983 and March 1985 has been conducted.

In the case of males, gonad maturation which begins at the end of the first year of life, in early summer, is completed in three months. At this time, their average dorsal mantle length is 13.75 cm, which corresponds to an age of about 13 months. Testicular development continues throughout the winter.

For the females, gonad maturation is later and much longer. Previtellogenesis occurs in autumn and vitellogenesis (which is reflected by a large increase in the gonadosomatic index) in winter. In early spring, most of the females in their second year of life are sexually mature. Their average dorsal mantle length is 18.65 cm and their age estimated to be about 18 months.

Reproduction (mating and spawning) takes place from mid-April to July off the Normandy coast (East Cotentin).

Key-words : gonad, ovary, testicle, sexual maturation, vitellogenesis, *Sepia officinalis*.

RESUME.

Le suivi de la maturation gonadique a été réalisé sur plus de 2600 Seiches récoltées par les chalutiers de Port-en-Bessin (Calvados) entre novembre 1983 et mars 1985.

Chez le mâle , le développement gonadique qui débute vers la fin de la première année de vie, au début de l'été, est achevé en trois mois environ. La taille moyenne à la maturation sexuelle est de 13,75 cm (longueur dorsale du manteau), ce qui correspond à un âge d'environ 13 mois. La maturation des mâles a lieu en été, mais le développement gonadique (spermiogénèse, production de spermatophores) se poursuit tout l'hiver.

Chez la femelle, la maturation gonadique est un peu plus tardive et nettement plus longue. La prévitellogénèse a lieu en automne et la vitellogénèse, qui se traduit par une très forte augmentation de l'index gonadosomatique, en hiver. Au printemps, la plupart des femelles dans leur deuxième année sont sexuellement mûres. La taille moyenne à la maturation sexuelle est de 18,65 cm, ce qui correspond à un âge d'environ 18 mois.

La reproduction (accouplement et ponte) survient sur les côtes normandes (est-Cotentin) entre la mi-avril et le mois de juillet.

Mots-clés : gonade, ovaire, testicule, maturation sexuelle, vitellogénèse, *Sepia officinalis*.

INTRODUCTION

La maturation sexuelle de la Seiche, *Sepia officinalis* L. a été étudiée en Méditerranée (Mangold, 1963, 1966, Najai, 1983), en Atlantique, sur les côtes sénégalaises (Bakhayokho, 1980) et dans le golfe de Gascogne (Jéon, 1982). Pour la Manche, le seul travail existant est celui de Richard (1971), mais il a porté sur des animaux élevés au laboratoire. En fait, jusqu'à une époque recente, il était impossible en Manche d'effectuer un suivi régulier, car les Seiches quittent les eaux côtieres entre

novembre et avril pour des destinations mal connues. Le développement récent d'une pêcherie hivernale de Seiches à partir de Port-en-Bessin nous a permis d'obtenir un échantillonnage régulier d'animaux et de connaître leurs principaux sites d'hivernage. Nous avons pu ainsi suivre la croissance et la maturation sexuelle des Seiches fréquentant les côtes du Calvados. Nous présentons ici les résultats concernant la maturation gonadique.

MATERIEL ET METHODES

Cette étude a été réalisée à partir d'échantillons réguliers (mensuels) des prises de pêche vendues à la criée de Port-en-Bessin (Calvados) de novembre 1983 à mars 1985. Les pêcheurs suivent les Seiches dans leurs migrations : de la mi-avril à la fin juin, celles-ci sont capturées par des caseyeurs (adultes en reproduction) ou par de petits chalutiers (adultes et juvéniles) sur la côte du Calvados et parfois celle du Tréport. En été et en automne les animaux sont exploités par de petits chalutiers côtiers dans la Baie de Seine. En hiver de grands chalutiers vont les pêcher dans diverses zones du nord-ouest de la Manche.

2685 individus (1279 mâles et 1406 femelles) ont été examinés. La longueur dorsale du manteau (ML),le poids (P), le poids de la gonade (pg) (détermination de l'index gonadosomatique RGS = $\frac{Pg}{P} \times 100$), le poids du tractus génital, l'état sexuel (immature ou sexuellement mûr) ont été notés.

Les critères de maturation sexuelle retenus ont été la présence de spermatophores dans la poche de Needham pour les mâles, la présence d'oeufs lisses (mûrs) dans le coelome génital chez les femelles (Mangold, 1963, 1987). Un contrôle histologique de la gonade a été effectué mensuellement chez tous les animaux de plus de 9 cm (âgés de 11 mois environ, Medhioub, 1986).

Nous avons examinés les sépions, car Mangold (1966) avait montré la relation entre maturité sexuelle et transformation du sépion. Nous avons appliqué les définitions suivantes (Cuénot, 1933): la forme A est définie par une partie striée plus longue que la partie lisse, la forme B par une partie striée plus courte ; on qualifie d'intermédiaire le sépion dont la partie lisse varie entre 48 et 52 % du total partie striée + partie lisse (Mangold, 1966). 1857 sépions ont été ainsi mesurés.

RESULTATS.

Pendant presque toute l'année, coexistent deux cohortes : des "petites" Seiches (ML< 10 cm) et des "grandes" Seiches (ML>10 cm). Il s'agit en fait de deux classes annuelles, les petits animaux étant dans leur première année, les grands dans leur deuxième (Medhioub, 1986). Les petits sont toujours immatures, sans aucun signe d'activité génitale. Au début de l'été la classe de "grandes' Seiches disparait par suite de la mortalité post-reproductive. Les pontes de l'année n'ayant pas encore éclos, une seule classe est alors présente dans les eaux littorales, celle des animaux d'environ un an.

Maturation des mâles.

Les premiers signes de la maturation gonadique se manifestent au début de l'été chez les jeunes Seiches d'environ 11 mois (ML = 9 cm) par le début de la spermiogénèse (tableau I). Le RGS est très

TABLEAU I : Les étapes du cycle sexuel et de la maturation des gonades femelles et testiculaires chez Sepia officinalis.

	ETAPES DE LA MATURATION	
MOIS	MALES	FEMELLES
Juillet	Spermatogonies spermiogenèse, spermatides sphériques et de rares spermatozoïdes.	Ovocytes I : début de previtellogenèse Stade III a
Août	Spermiogenèse spermatozoïdes en formation	- - Stade III a
Septembre	Spermiogenèse ; spermatozoïdes formés stockés dans la poche de Needham	Previtellogenèse Stade III a très faible - Stade III b
Octobre	Spermiogénèse continue	Previtellogenèse Stade III a et Stade III b
Novembre	Développement sexuel Intense spermiogenèse et production de spermatozoïdes	Previtellogenèse Stade III a (multiplication des IIB cellules folliculaires plus active)
Décembre		Previtellogenèse intense. Stade III a et III b Début de vitellogenèse Stade IV
Janvier		Previtellogenèse. St. III a et III b Vitellogenèse St. IV
Février		Previtellogenèse St. III a,b Vitellogenèse intense St. IV Fin de maturation St. V
Mars		Previtellogenèse St. III a,b Vitellogenèse intense St. V Fin de maturation St. V
Avril		Previtellogenèse Vitellogenèse Maturité : ovocytes mûrs St. VI
Mai	Reproduction : spermiogenèse spermatozoïdes en diminution	Ponte Previtellogenèse vitellogenèse, fin de maturation
Juin	Reproduction : spermiogenèse Spermatozoïdes très rares à la fin du mois.	Ponte Previtellogenèse vitellogénèse. Fin de maturation

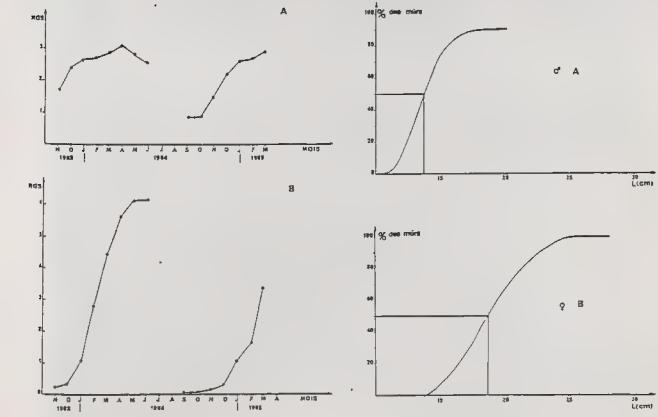


Figure 1 : Evolution mensuelle de l'index gonado-somatique (RGS) chez deux cohortes de Seiches (nées en 1982 et en 1983). A : mâles, B : femelles.

Figure 2 Proportion de Seiches sexuellement mûres par classe de taille de novembre 1983 à octobre 1984. A : mâles, B : femelles.L : Longueur du manteau L (en cm) par classe de taille

faible, inférieur à 0,1. Au cours de l'été, la spermiogénèse se poursuit, tandis que le RGS demeure faible. En septembre, à un âge d'environ 13 mois (Medhioub, 1986), les mâles sont sexuellement mûrs (premiers spermatophores dans la poche de Needham), mais le RGS demeure intérieur à 1 (fig 1 A) et le sépion du type B (immature). Nous avons estimé la taille à la maturité sexuelle (fig. 2 A) à 13,75 cm. Le RGS va alors augmenter fortement jusqu'en janvier, plus lentement jusqu'en avril (fig. 1 A), tandis que la spermatogénèse se poursuit (tableau I) et que le sépion passe du type B au type A (mûr). Le RGS atteint sa valeur maximum en avril, juste avant la reproduction, puis diminue ensuite (fig 1 A).

Maturation des femelles.

Chez les Céphalopodes la maturation ovarienne se caractérise par la formation de follicules : une couronne de cellules folliculaires s'installe autour de l'ovocyte (stade III a). Ces cellules vont se multiplier activement et former des cordons qui pénètrent profondément l'ooplasme (stade III b) : c'est la prévitellogénèse. Ensuite, la synthèse du vitellus prend place (stade IV). Quand la vitellogénèse est achevée, les cordons folliculaires régressent, le follicule se rompt et l'oeuf mûr (lisse) est libéré dans le coelome ovarien (stade V) (Richard, 1971). Pendant l'été les jeunes femelles demeurent bloquées aux premiers stades de la prévitellogénèse (tableau I) Les premiers signes de démarrage de la maturation, décelables par l'histologie, apparaissent à la fin du mois de septembre, les femelles sont alors âgées d'environ 14 mois (Medhioub, 1986) . La prévitellogénèse s'intensifie et se poursuit jusqu'en décembre (tableau I). Le RGS augmente assez lentement à cette période (fig. 1 B). De janvier à avril, c'est la phase de vitellogénèse, qui se traduit par une augmentation considérable du RGS, consécutive à l'accumulation du vitellus dans les oeufs (fig. 1 B). Vers la fin du mois de mars, la maturité sexuelle est atteinte pour la quasi-totalité des femelles. Nous avons estimé la taille à la maturité sexuelle à 18,65 cm (fig. 2 B), ce qui correspond à un âge d'environ 18 mois (Medhioub, 1986). Pendant l'hiver, le sépion passe du type B au type A, comme chez les mâles. En mai et juin (période de ponte), le RGS se stabilise.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Un fait marquant est le décalage existant entre la maturation gonadique du mâle et celle de la femelle. Les mâles atteignent leur maturité sexuelle plus rapidement et plus précocement que les femelles : cette précocité des mâles est très générale chez les Seiches (Boletzky, 1983) comme chez presque tous les Céphalopodes (Mangold, 1987), toutefois le décalage est plus important en Manche et dans le golfe de Gascogne (Jéon, 1982) qu'en Méditerranée (Mangold, 1966). Cependant, on peut se poser certaines questions sur cette "maturité sexuelle" Le critère uniformément adopté est la présence de spermatophores dans la poche de Needham. En ce qui concerne le sépion, les mâles mûrs de septembre appartiennent au type B, caractéristique des animaux immatures et n'atteignent le type A qu'à l'approche de la reproduction (printemps). En fait, ce changement de type du sépion n'est que la conséquence d'un ralentissement de la croissance (Mangold, 1966), lié au refroidissement hivernal et peut être aussi au développement génital. Ces jeunes mâles mûrs n'ont pas la possibilité s'accoupler, puisque jusqu'au printemps les femelles sont toutes immatures. D'autre part, il semble qu'ils n'en éprouvent pas le besoin,

car, selon Richard (1971) des facteurs internes (hormonaux) et externes (photopériode) interviennent probablement. Cet auteur a en effet montré que les jours longs et une forte luminosité favorisaient la ponte et l'accouplement. Il faudrait reprendre les propositions de Mangold (1963), et distinguer les animaux "adultes" (sexuellement mûrs, mais ne se reproduisant pas) et les animaux "mûrs" (aptes à la reproduction). Si la présence de spermatophores dans la poche de Needham paraît un bon critère pour reconnaître l'état "adulte", le sépion A (pour les raisons citées plus haut) n'est peut être pas très bon pour déterminer l'"aptitude à la reproduction" D'autres critères, peut-être biochimiques, seraient à rechercher.

Chez les femelles, en Manche, la question ne se pose pas, puisque la maturation génitale est atteinte au printemps, pratiquement pour la période de reproduction qui commence à la mi-avril Cette situation est bien différente de celle de la Méditerranée (Mangold, 1963, Najai, 1983) ou des côtes sénégalaises (Bakhayokho, 1980) : dans ces régions, le nombre de femelles mûres n'est jamais nul, et la période de ponte étalée sur toute l'année (avec des maximums). Il n'en est pas de même sur les côtes du Calvados où la ponte est relativement limitée de mai à juillet, avec un maximum en mai et au début juin Le nombre de femelles mûres est nul pendant six mois (août à janvier), il augmente progressivement en février et mars. A partir d'avril jusqu'à juillet, toutes les femelles appartenant à la même cohorte sont mûres. La longue période de maturation génitale (six mois environ) s'explique par l'importante quantité de vitellus qui s'accumule dans le oeufs télolécithes.

En Manche les mâles effectuent leur maturation sexuelle en été, tandis que les femelles l'effectuent en automne et en hiver. Richard (1971) avait montré que la maturation gonadique chez les femelles était favorisée par les jours courts et un faible éclairement, tandis que chez les mâles l'influence de la photopériode ne semblait pas intervenir. Nos observations sont bien en accord avec ses conclusions, puisque les mâles mûrissent en été et les femelles en automne et en hiver, le démarrage du développement génital coïncidant, chez les femelles, avec le renversement de la photopériode.

La taille à la maturité sexuelle (plus de 13 cm chez les mâles, de 18 cm chez les femelles) est plus grande chez les Seiches normandes que chez celles de Méditerranée (8 et 11 cm, Mangold, 1963, 8 et 10 cm, Najaï, 1983) ou des côtes du Sénégal (13 cm pour les femelles, Bakhayokho, 1980). Il est très vraisemblable que les conditions climatiques interviennent : Richard (1971) avait montré que des températures élevées accéléraient la croissance somatique et gonadique des Seiches.

Nos observations sur la maturation gonadique de la Seiche normande s'avèrent très proches de celles de Jeon (1982) dans le golfe de Gascogne. Cet auteur (qui a utilisé uniquement le rapport gonado-somatique pour suivre la maturation génitale) signale une phase de repos sexuel voisine d'un an, puis chez les mâles un processus de maturation génitale accéléré au début de l'été. La maturité sexuelle est atteinte au début de l'hiver (cette différence tient au fait que Jeon retient comme critère de maturation sexuelle la stabilisation du rapport gonado-somatique). Chez les femelles, la maturation génitale s'amorce au début de l'automne et s'achève à la fin de l'hiver. Il semble donc que la maturation gonadique des populations de Seiches des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche se déroule de manière à peu près semblable.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAKHAYOKHO, M., 1980. Pêche et biologie des Céphalopodes exploités sur les côtes du Sénégal (12°20'N - 16°03'N). Thèse doct. 3ème cycle, Université de Bretagne occidentale. 119 p.

BOLETZKY, S.V., 1983. *Sepia officinalis* . In : Cephalopod Life Cycles, vol. I P. BOYLE ed., Academic Press : 31-52.

CUENOT, L., 1933. La Seiche commune de la Méditerranée Etude de la naissance d'une espèce Arch. Zool. exp. gén., 75 : 319-330.

JEON, GI, I., 1982. Etude des populations de Seiches *Sepia officinalis* Linné, 1758, du Golfe de Gascogne. Thèse doct. 3ème cycle, Université de Nantes, 271 p.

MANGOLD, K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. Vie et milieu suppl. 13 : 1-285.

MANGOLD, K., 1966. *Sepia officinalis* de la Mer Catalane. Vie et Milieu, 17 : 961-1012.

MANGOLD, K. 1987. Reproduction. In Cephalopod Life Cycles, vol. II, P. BOYLE ed., Academic Press :157-200.

MEDHIOUB, A., 1986. Etude de la croissance et du cycle sexuel de la Seiche (*Sepia officinalis* L.) des côtes normandes. Thèse doct. 3ème cycle, Université de Caen. 117 p.

NAJAI, S., 1983. Contribution à l'étude de la biologie des pêches des Céphalopodes de Tunisie. Application à l'espèce *Sepia officinalis* Linné, 1758. Thèse Doct. 3ème cycle, Fac. Sci., Université de Tunis. 229 p.

RICHARD, A., 1971. Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. Lille. 264 p. + illustr.

HALIOTIS, 19 (1989) : 189-200.

ETUDE DU DEVELOPPEMENT DE L'OEUF DE *SEPIA OFFICINALIS* L. (CEPHALOPODE, *SEPIIDAE*) EN CONDITIONS EXPERIMENTALES.

par

Olivier BOUCHAUD (1) et Jacques DAGUZAN (2)

1 *Station de Biologie marine de l'île Bailleron 56860 SENE*
2 *Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie (L.A. INRA). Université de Rennes. Campus de Beaulieu. Avenue du Général Leclerc. 35042 Rennes cedex.*

RESUME :

Chez la seiche (*Sepia officinalis* L.) des températures élevées provoquent un développement embryonnaire rapide aboutissant à l'éclosion de nouveau-nés de faible taille. A l'inverse, les températures basses induisent des durées de développement longues et une taille plus importante des nouveau-nés. La taille maximale des seiches à la naissance est obtenue pour une température de 15°C, ce qui correspond à la température moyenne de l'eau du golfe du Morbihan lors de la période de reproduction, d'avril à août 1986.

La taille des nouveau-nés est indépendante de celle des oeufs à la ponte.

Enfin, la photopériode ne présente aucune influence sur le développement embryonnaire.

MOTS-CLES : *Sepia officinalis*, Développement embryonnaire, Température, Photopériode.

STUDY ON THE DEVELOPMENT OF THE EGG OF *SEPIA OFFICINALIS* L. (CEPHALOPODA : *SEPIIDAE*) UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS.

ABSTRACT :

The embryonic development of the cuttlefish *Sepia officinalis* L. is influenced by temperature. High temperatures provoke a short embryonic development which leads to the birth of small hatchlings. On the other hand, low temperatures cause longer development and larger hatchlings. The maximal size of hatchling cuttlefishes was obtained at a temperature of 15° which was the average temperature of the water in the " Golfe du Morbihan " during the period of reproduction of cuttlefishes, from April to August 1986.

The size of cuttlefish hatchlings is independent to the newly laid eggs .

Photoperiod does not influence the embryonic development of *Sepia officinalis* L.

KEYWORDS : *Sepia officinalis*, Embryonic development, Temperature, Photoperiod.

INTRODUCTION :

A partir du mois d'avril et jusqu'au mois de septembre, la seiche (*Sepia officinalis* L.) pénètre en grand nombre dans le golfe du Morbihan (Bretagne), pour s'y reproduire. Plusieurs millions d'oeufs sont alors déposés sur des supports naturels (zostères, algues, branches d'arbres) ou sur des supports artificiels (orins, casiers etc),(MAHEO,1973). Cette masse d'oeufs, qui constitue une grande part du renouvellement du stock de seiches quittant le golfe à la fin de l'été, est soumise à la fois à des facteurs abiotiques variables (température, photopériode, salinité) et à des facteurs biotiques susceptibles d'influencer leur développement et leur survie.

Depuis de nombreuses années, des recherches ont été menées dans le domaine du développement de l'oeuf de *Sepia officinalis* L., soit pour étudier le développement embryonnaire proprement dit (VIALLETON, 1888 ; SACARRAO, 1953 ; LEMAIRE, 1970 , BOLETZKY, 1975), soit pour développer l'élevage en vue d'une étude biologique (RICHARD, 1971 ; BOLETZKY, 1974, 1983), soit enfin pour obtenir une production à haut rendement (PASCUAL, 1978 ; D'APOTE et PALMEGIANO, 1982 ; MINERVINI et al., 1982 ; SEQUI et PALMEGIANO, 1982, 1984).

La présente étude a pour but de préciser expérimentalement, dans un premier temps, l'influence de la température de l'eau sur le développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. et de relier ces résultats aux situations rencontrées dans le milieu naturel. Parallèlement, une étude est menée concernant l'influence de la photopériode sur le développement embryonnaire.

MATERIEL ET METHODES :

1) Matériel biologique

Les oeufs étudiés au laboratoire sont recueillis dans le golfe du Morbihan à l'aide de casiers servant de collecteurs, relevés toutes les 24 à 48 heures. Ils sont donc agés de 24 à 48 heures à la récolte. Le début de l'expérience se situe entre 7 et 8 jours après la récolte, du fait du séjour à la station de biologie de l'île de Bailleron nécessaire à d'autres expériences.

2) Eau d'élevage

L'eau de mer utilisée provient du golfe du Morbihan. Sa salinité est controlée régulièrement et maintenue à une valeur proche de 35‰ dans tous les aquariums.

3) Aquariums

Nous utilisons huit aquariums de 100 litres, munis d'un système de courant d'eau permettant une filtration et une oxygénation à travers un filtre de mousse synthétique. Pour chacun d'eux , la photopériode est controlée par une horloge reliée à un circuit électrique alimentant un tube au néon. La température est réglée à l'aide d'une sonde chauffante de 125 watts et d'un groupe réfrigérant controlant simultanément deux aquariums.

4) Portoir à oeufs

Un système est mis au point afin de garder plusieurs pontes dans un même aquarium, sans risque de les confondre. Ceci permet également de récolter les nouveau-nés de chacune des pontes étudiées. Il s'agit d'un système entièrement démontable en tubes de PVC, immergé dans l'aquarium et sur lequel sont installées horizontalement des baguettes de bois portant une ou deux "poches". Chaque "poche" en grillage plastique de maille de 2mm, de forme cylindrique, contient un groupe d'oeufs et peut être sortie de l'aquarium pour être étudiée (Fig.1).

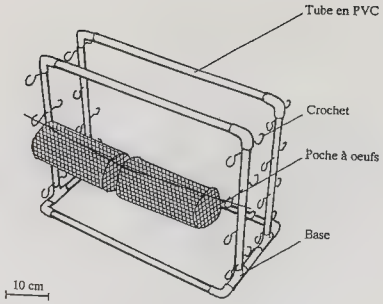


Fig.1 – Portoir à oeufs de Seiche.

5) Répartition des oeufs dans les aquarium:

Les pontes récoltées sur les casiers sont divisées en lots de 40, 70 ou 80 oeufs selon les cas, et maintenues dans des conditions différentes de température et de photopériode. Ceci permet de comparer les résultats obtenus en négligeant notamment la fécondité, peut–être variable des femelles, et de mettre en évidence d'éventuels accidents dus aux facteurs controlés (température, photopériode).

6) Mesures effectuées

Environ 1 à 6 heures après la récolte, les grappes d'oeufs sont étudiées au laboratoire. Les oeufs sont alors séparés les uns des autres et pesés. Le poids frais est mesuré à l'aide d'une balance électronique de type METTLER PC 180, précise à 10^{-3} gramme, après que l'oeuf ait été préalablement et rapidement débarassé de l'eau fixée sur les enveloppes. Pour une ponte donnée, le poids du vitellus est mesuré dès la récolte et au cours du développement. Tous les 14 jours, 3 oeufs sont prélevés et pesés individuellement; le vitellus est débarassé des enveloppes noires et gélatineuses qui le protègent (BOLETZKY,1983) et pesé . Lorsque l'oeuf contient un embryon en phase d'organogénèse, à partir du stade 18 (selon LEMAIRE, 1970), celui–ci est pesé sans le vitellus.

A l'éclosion, nous mesurons la longueur dorsale du manteau (DML) en mm (selon RICHARD, 1966 et MANGOLD, 1966 , 1982), à l'aide d'un comparateur MPJ, précis à 0,05mm. La pesée de l'animal est ensuite effectuée dans un flacon contenant de l'eau de mer.

7) Action de la température

Au cours de cette expérience, la salinité de l'eau de mer est maintenue à une valeur de 35‰ et la photopériode est de 8 heures de photophase/16 heures de scotophase. Sept aquariums sont utilisés et permettent de tester ainsi différentes températures(9°C, 12°C, 15°C, 18°C, 21°C, 24°C, 26°C).

8) Action de la photopériode

La salinité est maintenue à une valeur proche de 35‰ , et la température à 20°C. Les oeufs proviennent de pontes récoltées par chalutage, leur age varie alors de 8 à 15 jours. Quatre photopériodes sont étudiées : 16h/8h

(photopériode naturelle), 24h/0h, 12h/12h et 0h/24h.

RESULTATS

1) Action de la température

a) Recherche des températures léthales:

Des oeufs maintenus à 9°C et d'autres à 26°C, provenant ou non de pontes identiques, n'aboutissent jamais à des éclosions. Lorsque ces oeufs sont disséqués, aucune trace d'embryon (restes d'os ou de chromatophores du tégument des seiches) n'est observée.

b) Durée du développement:

Nous constatons que seules les températures de l'eau de mer comprises entre 12°C et 24°C permettent un développement des oeufs (Fig.2).

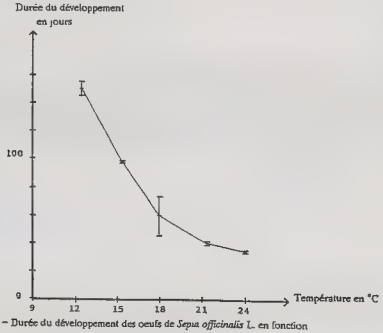


Fig.2 – Durée du développement des oeufs de *Sepia officinalis* L. en fonction de la température de l'eau de mer (m±E.S.)

Ainsi, la durée d'incubation est liée à la température par une relation hyperbolique entre 12°C et 24°C (les différences enregistrées étant toutes significatives): plus la température de l'eau est élevée, plus la durée du développement embryonnaire est courte.

De plus, il faut noter que lors d'une étude préliminaire, nous avons obtenu des éclosions pour une température de 25°C, avec une durée de développement proche de 26 jours.

c) Taille des nouveau–nés à l'éclosion

La taille des nouveau–nés à l'éclosion varie selon la température (Fig.3).

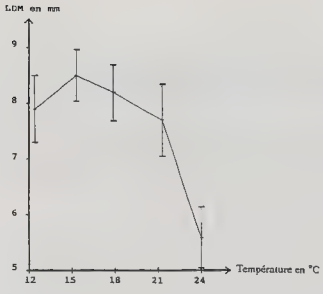


Fig.3 – Taille à l'éclosion des nouveau-nés de *Sepia officinalis* L. en fonction de la température de l'eau de mer (m±E.S.).

Il semble que la température de 15°C soit optimale et permette d'obtenir des jeunes ayant une taille relativement importante. Par contre, à 24°C , les jeunes seiches sont significativement plus petites que celles écloses à 12, 15, 18 ou 21°C.

d) Importance du vitellus

Il s'agit ici de déterminer si, indépendamment de la température, les petits oeufs pondus par des petites femelles ou les gros oeufs pondus par les grosses femelles (RICHARD, 1971 ; BOLETZKY, 1983), donnent respectivement des petites ou des grandes seiches à l'éclosion. Pour cela, nous calculons pour chaque température d'élevage, le rapport du poids moyen des nouveau-nés et du poids moyen ,à la ponte, des oeufs dont ils proviennent (Fig.4). Il faut signaler qu'il existe une corrélation étroite entre le diamètre des oeufs et leur poids à la ponte, nous pouvons donc considérer le poids comme une évaluation de la quantité de vitellus disponible pour l'embryon.

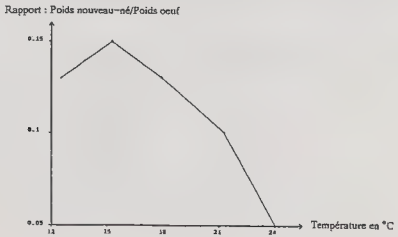


Fig.4 – Evolution du rapport poids moyen des nouveau-nés/poids moyen des oeufs à la ponte chez *Sepia officinalis* L. en fonction de la température de l'eau de mer.

Plus ce rapport est élevé, plus l'utilisation du vitellus par l'embryon est importante. On note qu'il est maximal à 15°C, puis il diminue très rapidement quand la température augmente. Il atteint ainsi une valeur minimale à 24°C. Ceci semble montrer que seule la température et donc la durée du développement influence la taille des nouveau-nés à l'éclosion : quelle que soit la taille des oeufs à la ponte, les nouveau-nés sont grands à 15°C et petits à 24°C. Les embryons utilisent d'autant plus le vitellus que le développement est long. On peut alors se poser la question de savoir si cette faible utilisation du vitellus aux fortes températures ne diminue pas également les chances de survie des embryons.

e) Importance des éclosions

Le pourcentage d'éclosion est calculé dans les lots de 40 oeufs mis à incuber aux 5 températures considérées. Il est très variable d'une température à l'autre. (A 18°C, un accident lié, semble-t-il, à un arrêt de l'oxygénation a provoqué la mort des oeufs des lots utilisés pour cette expérience). Le pourcentage d'éclosion atteint 46,6 % et 46,7 % aux températures respectives de 15 et 21°C, il est très faible à 12°C et à 24°C où il varie de 6,3 % à 9,2 % .

Des études en cours devraient permettre de déterminer s'il existe une température pour laquelle le pourcentage d'éclosion est maximal et de préciser également l'existence de pontes non viables, résultant soit d'une absence de fécondation, soit de la présence d'ovocytes non matures.

f) Importance d'une température basse

Selon RICHARD (1971), il semble que les températures basses amènent un ralentissement du développement embryonnaire, et on peut considérer qu'il existe un blocage du développement embryonnaire au dessous de la température de 10°C. Afin de vérifier cette hypothèse, des pontes sont divisées en lots de 40 oeufs et maintenues à 9°C pendant des durées de 14, 28, 42, 56, 70, 84 jours, puis transférées dans l'eau maintenue à 12°C, 15°C ou 18°C. Deux caractéristiques sont étudiées : la durée du développement et la taille des nouveau-nés.

* Action sur la durée de développement

Quelle que soit la température de l'eau de mer dans laquelle les oeufs sont placés après leur séjour à basse température, on constate que tous les oeufs se développent après un séjour de 14 jours à 9°C (Tableau I).

TABLEAU I

Durée de développement et allongement de la durée du développement d'oeufs de *Sepia officinalis* L. placés à différentes températures après avoir subi un séjour de durée variable à 9°C.

Température en °c	Durée du séjour à 9°C en jours	Durée du développement en jours	Allongement de la durée du développement en jours
12	14	154.3	2.9
	56	204.0	52.6
15	14	108.0	10.6
	28	116 8	19.3
18	14	71 6	10.9
	56	105.7	45.1

De plus, pour les températures de 12 et 18°C, les oeufs ne reprennent leur développement qu'après un séjour de 56 jours à 9°C. Il semble qu'il existe une période, située entre 14 et 56 jours, pendant laquelle les oeufs ne supportent pas un changement brutal de la température. Il en est de même à 15°C où, après au moins 28 jours à 9°C, les oeufs ne se développent pas.

Si l'on considère l'allongement de la durée de développement de ces oeufs par rapport à la durée moyenne de développement au différentes températures, on constate qu'il est toujours inférieur à la durée du séjour à 9°C (Tableau I). Le développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. ne semble donc pas être stoppé à 9°C pendant les premiers jours, mais considérablement ralenti. Enfin, nous pouvons également constater que cet allongement est d'autant plus important que la température d'élevage est proche de 9°C et que le séjour à 9°C est long.

* Action sur la taille des nouveau-nés

Pour des oeufs maintenus à 9°C pendant 14 jours, la diminution de taille des nouveau-nés provenant d'oeufs transférés à 15°C ou à 18°C (respectivement −0,28mm et −0,16mm) n'est pas significativement différente de la moyenne de taille des nouveau-nés issus d'oeufs à 15°C ou à 18°C. Ceci semble montrer qu'il existe un stress intervenant au niveau de la croissance embryonnaire. Pour des températures de 15 ou 18°C , son effet est minime : les embryons semblent "rattraper le temps perdu", plus efficacement qu'à la température de 12°C, où la diminution de taille est significative (−0,7mm).

En définitive, il semble que les oeufs maintenus à 9°C, pendant une durée limitée, puissent se développer ensuite lorsqu'ils sont transférés dans une eau plus chaude. Cependant, leur durée de développement augmente et la taille des nouveau-nés diminue.

g) Déroulement du développement embryonnaire

Les résultats précédents montrent qu'il existe des phases dans le développement, au cours desquelles l'embryon est plus ou moins sensible aux chocs thermiques, de même qu'il semble exister également des différences au niveau de la vitesse de développement des embryons selon la température (Fig.5).

A 21°C, le poids de l'embryon augmente lentement entre la ponte et le 25ème jour d'incubation (stade 26 de la classification de LEMAIRE) ,puis croît rapidement jusqu'à l' éclosion. De même, le poids du vitellus diminue lentement jusqu'à la même date puis chute brutalement avant les éclosions, en relation avec son assimilation par l'embryon. A 15°C, le poids de l'embryon n'est mesurable qu'à partir du 34ème jour (stade 26 de la classification de LEMAIRE), il augmente progressivement, à une vitesse sensiblement constante jusqu'à l'éclosion. Le poids du vitellus semble augmenter pendant environ 24 jours, puis diminue comme précédemment. A 9°C, aucun embryon ne se développe. Cependant, le poids du vitellus diminue dans un premier temps, puis augmente jusqu'au 34ème jour et chute lentement jusqu'à l'arrêt de l'expérience, malgré l'absence d'embryon visible . Il faut signaler cependant, que même après 84 jours à 9°C, les oeufs sont toujours en bon état : leur vitellus présente le même aspect que celui d'un oeuf viable avec la présence du disque germinatif (LEMAIRE, 1970), ils sont cependant incapables de reprendre leur développement.

Ces différentes courbes permettent de situer la date d'apparition des différents stades du développement embryonnaire, des études sont actuellement en cours pour confirmer et préciser ces résultats.

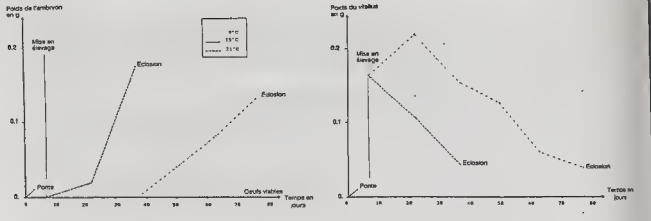


Fig. 5– Evolution des poids du vitellus des oeufs et de l'embryon de *Sepia officinalis* L. en fonction de la température

2) Action de la photopériode

Il s'agit ici de déterminer si les oeufs de *Sepia officinalis* L. sont sensibles à la quantité de lumière qu'il reçoivent et donc, si le choix du site de ponte des seiches en eau peu profonde est uniquement lié à l'augmentation de la température de l'eau (MANGOLD,1966).

a) Durée du développement

Il ne semble pas exister de différences significatives entre les résultats obtenus (Tableau II).

TABLEAU II

Action de la photopériode sur le développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. pour une température donnée (20°C).

Type de photopériode		Durée d'incubation en jours	DML en mm	Taux d'éclosion en %
Naturelle	J:16h/N: 8h	35.8±1.6	7.4±0.6	41.0
Artificielle	P: 0h/S.24h	38.5±5.4	8.2±0.4	89.7
	P:12h/S:12h	33.1±3.6	8.2±0.5	69.2
	P:24h/S: 0h	36.9±3.4	8.4±0.4	80.6

(J : jour ; N : nuit ; P : photophase ; S : scotophase) (m±E.S)

Il semble donc que la photopériode n'influence pas la durée d'incubation des oeufs maintenus à 20°C. Il faut remarquer cependant que les résultats obtenus ici montrent un développement inférieur de 15 jours à celui déterminé à l'aide de la courbe de la figure 2. Ceci s'explique peut–être par l'origine différente de ces oeufs ainsi que par leur age avancé lors de la récolte.

b) Taille des nouveau-nés

La taille des nouveau-nés (DML) ne varie pas significativement d'une photopériode à l'autre (Tableau II).

c) Importance des éclosions

Comme nous l'avons vu précédemment, le pourcentage d'éclosion est très variable d'une ponte à l'autre. Nous pouvons cependant calculer un pourcentage d'éclosion pour chacune des 4 photopériodes étudiées (Tableau II). D'après ce tableau , la photopériode ne semble pas influencer le pourcentage d'éclosion des oeufs de *Sepia officinalis* L. .

DISCUSSION ET CONCLUSION

- **La température** présente une influence importante sur le développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L.. D'après nos résultats, et en accord avec les données antérieures, fournies par RICHARD (1971), PASCUAL (1978), BOLETZKY (1983), PALMEGIANO et D'APOTE (1983), SEQUI et PALMEGIANO (1984), pour des températures comprises entre 12°C et 24°C, la durée du développement embryonnaire est diminuée lorsque la température augmente. Comme RICHARD (1971), l'a déjà envisagé, il s'agit d'une relation hyperbolique dont une branche asymptotique correspond à une température de 24°C aboutissant à un développement de 33 jours. L'autre branche est relative à la température de 12°C pour laquelle les oeufs se développent en 150 jours. Au delà et en deçà de ces températures le développement est impossible.

La taille à l'éclosion est liée à la température qui conditionne la durée du développement et l'utilisation du vitellus par l'embryon : plus la température est élevée, moins le vitellus est utilisé pour la croissance et plus le nouveau-né éclos à une taille faible. Ceci provient du fait que le vitellus ne représente pas une source d'énergie illimitée. Selon RICHARD (1971), il est utilisé de deux façons distinctes lors du développement : il assure l'apport énergétique nécessaire à la respiration et participe à la croissance par des processus cataboliques. Lorsque la température augmente, la fraction nécessaire à la respiration s'accroît aux détriments de celle nécessaire à la croissance. A la température de 12°C, même si le développement est le plus long, les nouveau-nés éclosent avec une taille plus faible qu'à 15°C. Il semble qu'il existe une limite dans l'assimilation du vitellus liée soit à la quantité disponible, soit à d'autres facteurs physiologiques à déterminer.

D'autre part, la quantité de vitellus n'influence pas, pour une température donnée, la taille des nouveau-nés. Ainsi, la taille maximale des jeunes à l'éclosion (DML=0.81mm), est identique à celle des nouveau-nés capturés dans le golfe du Morbihan (DML=0.83mm), et est obtenue à la température de 15°C , valeur moyenne enregistrée pour le golfe entre mars et juillet.

Nos résultats montrent que les oeufs sont capables de résister à un séjour plus ou moins prolongé dans une eau froide (9°C) et de reprendre leur développement après leur transfert dans une eau plus chaude. Nous pouvons penser qu'il existe des phases de développement au cours desquelles les oeufs sont plus ou moins sensibles aux variations thermiques, en particulier lors de très jeunes stades de développement (BOLETZKY et HANLON, 1983). Ce résultat peut être rapproché de celui observé chez d'autres Céphalopodes comme *Sepia esculenta* Hoyle et *Sepiella maindroni* de Rochebrune pour lesquels des variations brutales de température accélèrent l'incubation et

avancent la date d'éclosion (CHOE, 1966).

Lors du suivi de l'évolution pondérale de l'embryon et du vitellus, nous avons pu constater que, pour 9° et 15°C, le poids du vitellus augmente au début du développement. Or chaque mesure ayant porté sur des lots de 3 oeufs, parmi lesquels un ou deux étaient parfois dégénérés, il est impossible d'affirmer que cette prise de poids soit significative. De plus, ceci est en désaccord avec GOMI et al. (1986), qui ont montré que le poids total de l'oeuf de *Sepiella japonica* Sasaki diminuait pendant environ dix jours après la ponte.

- **La photopériode** n'influence pas le développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. . Ceci peut s'expliquer par la structure opaque des enveloppes des oeufs dont l'étude histologique et l'observation au microscope électronique sont en cours. Il faut noter que dans l'aquarium où l'obscurité est totale et constante (0h/24h), le nettoyage des supports et des oeufs est inutile, du fait de l'absence d'algue et de film bactérien . Ceci peut présenter un aspect particulièrement important dans le cadre d'un élevage.

- Cette étude expérimentale permet également de montrer que le pourcentage d'éclosion des oeufs de *Sepia officinalis* L. est très variable. Ainsi, des variations de température incontrolées peuvent empêcher, retarder ou avancer les éclosions. Elles sont en effet inhibitrices pour d'autres Céphalopodes (CHOE, 1966) et augmentent alors parfois la mortalité chez les nouveau-nés (BOLETZKY et HANLON, 1983). De plus, les oeufs sont manipulés assez régulièrement, notamment en période d'éclosion. Il est probable que ces déplacements répétés soient néfastes au développement normal des oeufs, même si on a observé ici des taux d'éclosion proches de 90%. Des pourcentages d'éclosion élevés ont déjà été obtenus pour des oeufs de *Sepia officinalis* L., fixés alors sur des collecteurs artificiels (PASCUAL, 1978), ainsi que pour des oeufs du calmar *Loligo pealei* Lesueur 1821, dont les éclosions atteignent environ 100 % (MAC MAHON et SUMMERS, 1971).

Les résultats actuels, ne permettent pas d'affirmer que les oeufs se développent mieux lorsqu'ils sont maintenus en grappes compactes que lorsqu'ils sont isolés les uns des autres. Des études en cours, devraient nous permettre de préciser prochainement s'il existe effectivement un effet de groupe intervenant dans le développement des oeufs.

Nous pouvons penser également, au vu de ces différents travaux, que les chances de survie des oeufs sont liées à l'état physiologique des femelles, c'est à dire à leur fécondité, leur age, leur condition. En effet, des groupes d'oeufs provenant de pontes identiques mais soumis à des conditions d'élevage différentes, montrent parfois des pourcentages d'éclosions simulaires. Parmi les oeufs non éclos que nous disséquons, nous pouvons distinguer trois aspects caractéristiques:

* La majorité des oeufs non éclos, mais gonflés comme ceux de *Sepiella japonica* Sasaki (GOMI et al. 1986), sont remplis d'une substance blanchâtre, gélatineuse, de composition non encore élucidée. Selon les stades d'avancement de ces oeufs, il peut s'observer des restes d'os et de tégument caractéristique par ses chromatophores.

Ces oeufs se sont donc développés jusqu'à un certain stade, puis ont dégénéré. Les causes naturelles ou accidentelles de cet arrêt de développement ne sont pas encore connues.

* D'autres oeufs ne changent pas d'aspect au cours de l'incubation. Leur proportion variant de 3 à 10 % doit être précisée, même si parfois une ponte entière présente ce caractère. A la dissection, on observe l'aspect typique d'un oeuf vitellin fraichement pondu. On peut alors se demander si la fécondation, intervenant après la ponte (VIALLETON, 1888 ; BOLETZKY, 1983), a effectivement eu lieu. RICHARD (1971), considère que ces oeufs ne sont pas fécondés. Des travaux en cours, devraient permettre de préciser les facteurs biotiques ou abiotiques responsables. Et notamment, comme le souligne BOLETZKY (1987), de savoir si les spermatozoïdes sont inclus automatiquement au cours de l'enrobement de l'ovocyte par les enveloppes nidamentaires ou s'ils ne pénètrent que plus tard.

* Enfin, des oeufs dont la proportion n'est pas connue actuellement, présentent un aspect identique à celui décrit précédemment. Par contre, à la dissection, on observe uniquement les enveloppes, de structure et de taille normales, dans lesquelles on ne trouve pas d'oeuf vitellin. Il faut signaler que l'observation au laboratoire d'une femelle mature en cours de ponte, a permis de constater que certains oeufs présentent ce caractère. Or, dans le fond de l'aquarium, on peut trouver des oeufs vitellins, dont le nombre coïncide avec celui des enveloppes vides. Il semblerait donc que ces oeufs sans vitellus, déjà observés chez des femelles immatures de *Sepia officinalis* L., (BOLETZKY, 1986), puissent être produits par des femelles matures. Les travaux en cours doivent permettre de préciser les stimuli intervenant dans ce phénomène, et d'expliquer également la présence de ces oeufs sans vitellus parmi les oeufs viables. Il conviendra de montrer notamment s'il s'agit d'une proportion naturelle et fréquente ou s'il s'agit d'accidents intervenant dans la physiologie de la reproduction ou de la ponte des femelles.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

BOLETZKY, S.V., 1974. Elevage de Céphalopodes en aquarium. *Vie milieu*, 24(2A) : 309-340.

BOLETZKY, S.V., 1975. Contributions à l'étude du développement post-embryonnaire des Céphalopodes. *Thèse Doct. es Scien. Nat.* Université de PARIS VI. 49p.

BOLETZKY, S.V., 1983. *Sepia officinalis*, in : Cephalopod life cycles I. P.Boyle ed. *Academic Press*. LONDON : 31-52.

BOLETZKY, S.V., 1986. Encapsulation of cephalopod embryos : a search for functional correlations. Symp, on the encapsulation of embryos by Molluscs. *Amer. Malac. Bull.* 4(2) :217-227.

BOLETZKY S.V., 1987. Embryonic stages. in : Cephalopod life cycles II. P Boyle ed. *Academic. Press*. LONDON : 5-31.

BOLETZKY, S.V. et HANLON, R.T., 1983. A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopods molluscs. *Mem. Nat. Mus. Victoria*. MELBOURNE. 44 : 147-187.

CHOE, S., 1966. On the eggs rearing, habits of the fry and growth of some Cephalopoda. *Bull. Mar. Sci.* USA. 16, n°2 : 330-348.

D'APOTE, M.P. et PALMEGIANO, G.B, 1982. Inseminazione della Laguna di Lesina con uova di *Sepia officinalis* L. Studio dell'effetto di parametri ambientali sulla schiusa : temperatura e salinità. *Riv. It.*

Piscic. Ittiop. XVII (3) : 112–119.

GOMI, F., YAMAMOTO, M. et NAKAZAWA, T., 1986. Swelling of egg during development of the cuttlefish *Sepiella japonica. Zool. Sci.*, 3 : 641–645.

LEMAIRE, J., 1970. Table de développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. (Mollusque, Céphalopode). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **95**, n°4 : 773–782.

MAC MAHON, J. et SUMMERS, W.C., 1971. Temperature effects on the developmental rate of squid (*Loligo pealei*) embryos. *Biol. Bull.* **141** : 561–567.

MAHEO, R., 1973. Le golfe du Morbihan : une réserve...pour quoi faire? *Penn ar Bed.* vol 9, n°74.

MANGOLD, K., 1966. *Sepia officinalis* de la mer Catalane. *Vie milieu.*, **17**(2A) : 961–1012.

MANGOLD, K., 1982. Quelques aspects de la croissance des Céphalopodes. *Océanis*, vol 8, fasc 7 : 533–549.

MINERVINI, R., SEQUI, R. et BARBATO, F., 1982. Considerazioni sull'allevamento intensivo di *Sepia officinalis* (Mollusca: cephalopoda). *Quad. Ist. Idrobiol. Aquacolt. "G.Brunelli"*, **2**(3) : 36–39.

PALMEGIANO, G.B. et D'APOTE, M.P., 1983. Combined effects of temperature and salinity on cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) hatching. *Aquaculture* NLD. **35**, n°3 : 259–264.

PASCUAL, E., 1978. Crecimineto y alimentacion de tres generaciones de *Sepia officinalis* en cultivo. *Invest. Pesq. Esp.*, **42**, n°2 : 421–442.

RICHARD, A., 1966. La température facteur essentiel de croissance pour le Céphalopode *Sepia officinalis* L. *C. R. Acad. Sci. PARIS*, **263** : 1138–1141.

RICHARD, A., 1971. Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque : Céphalopode). *Thèse Doct. es Scien. Nat.* Université de LILLE. 264 p.

SACARRAO, G.F., 1853. Quelques aspects sur l'origine et le développement du type d'oeil chez les Céphalopodes. *Arq. Mus. Bocage.* **25** : 1–29.

SEQUI, R. et PALMEGIANO, G.B., 1982. Primi risultati di raccolta in natura di uova di seppia mediante colletore artificiale. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ.* **50** : 399.

SEQUI, R. et PALMEGIANO, G.B., 1984. Quelques solutions pour utiliser des stocks de Seiches (*Sepia officinalis* L.) dans les lagunes côtières. *FAO Gen Fisheries Counc. for the Medit.*,ROME (Italy), vol 1, n°61 : 607–614.

VIALLETON, L., 1888. Recherches sur les premières phases de développement de la seiche (*Sepia officinalis* L.). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, **6** : 165–280.

HALIOTIS, 19 (1989) : 201-214.

L'AQUACULTURE DES CEPHALOPODES . EVALUATION ET PERSPECTIVES

par

Eve BOUCAUD-CAMOU

Laboratoire de Zoologie, Université de CAEN, 14032 CAEN

ABSTRACT : CEPHALOPOD MARICULTURE : ASSESMENT AND PROSPECTS

The current status of cephalopod mariculture is examined and prospects for development considered.

1. Potential market
2. Assessment of various culture attempts
3. Biological basis of cephalopod culture
   - growth
   - sexual maturation and reproduction
   - nutrition
4. Potential and limitations of cephalopod mariculture. Problems to be solved.
5. Criteria for the choice of good candidate species for mariculture (mode of life, life-span, adult size, diet....)
6. The future of cephalopod mariculture. Extensive or intensive culture ?

Key-Words : Cephalopods, rearing, culture, mariculture.

RESUME :

Le statut actuel de l'aquaculture des Céphalopodes est passé en revue et les perspectives d'un développement envisagées

1. Marché potentiel
2. Bilan des différentes tentatives d'élevage
3. Bases biologiques de la culture de Céphalopodes :
   - croissance
   - maturation sexuelle et reproduction
   - nutrition
4. Potentialités et limitations de l'aquaculture de Céphalopodes. Problèmes à résoudre.
5. Critères de choix des espèces à cultiver (mode de vie , durée de vie, taille adulte, régime alimentaire etc...).
6. Avenir de l'aquaculture de Céphalopodes. Culture extensive ou intensive ?

Mots-Clés : Céphalopodes , élevages, cultures, aquaculture.

INTRODUCTION

Les Céphalopodes ont été longtemps réputés difficiles à élever, en raison de leurs exigences au point de vue de la qualité de l'eau et de l'alimentation. A partir des années soixante, plusieurs tentatives d'élevages, souvent à grande échelle, ont été réalisées, et plusieurs espèces de Céphalopodes ont été depuis lors élevées avec succès (BOLETZKY, 1974 a, BOLETZKY et HANLON, 1983, HANLON, 1987) rendant

caduc le mythe de la fragilité des Céphalopodes en élevage (HANLON, 1987). Cependant les perspectives prometteuses pour l'aquaculture offertes par des expériences telles que celles de CHOE et OSHIMA (1963) n'ont pas été concrétisées près de vingt-cinq ans plus tard. Dans cette revue, nous allons essayer d'examiner les différents problèmes posés par la culture des Céphalopodes (dans un but commercial) et d'envisager ses perspectives de développement.

I. MARCHE POTENTIEL

Les Céphalopodes sont des animaux encore sous-exploités sauf dans des régions grosses consommatrices (Japon, Méditerranée) ou de grande pêche (côtes de Mauritanie) (VOSS, 1973, CADDY, 1983). Dans ces conditions, on peut se demander s'il existe réellement un marché pour des Céphalopodes d'aquaculture. Toutefois, l'exploitation et la demande en Céphalopodes se sont beaucoup développées ces dernières années (CADDY, 1983) avec un accroissement important des prix pour certaines espèces. En fait quelques pays sont gros consommateurs et les Céphalopodes, produits de luxe, y atteignent des prix élevés (Japon, Espagne, Italie). Dans ces pays il existe donc un marché et ce n'est pas un hasard si des expériences d'aquaculture y ont été réalisées. Par ailleurs la production de juvéniles peut s'avérer intéressante pour aider à reconstituer des stocks surexploités. Un troisième marché est constitué par les neuro-physiologistes, gros consommateurs de Calmars pour leurs travaux sur les fibres géantes. Enfin, des besoins plus réduits, mais non négligeables sont ceux des aquariophiles auxquels des petites espèces d'ornement pourraient être fournies.

II. BILAN DES DIFFERENTES TENTATIVES D'ELEVAGE.

Nous distinguerons, suivant les définitions de BOLETZKY et HANLON (1983) :

- le maintien (conservation en aquarium d'animaux subadultes ou adultes, sans intention de les amener à un stade de développement ultérieur). Ce maintien a été et est largement pratiqué dans les laboratoires scientifiques et les aquariums publics (voir les revues de BOLETZKY et HANLON, 1983 et de HANLON, 1987) et nous n'en discuterons pas ici.

- l'élevage, qui consiste à élever un Céphalopode pendant une période plus ou moins longue, sans obtenir de seconde génération : par exemple la production d'animaux juvéniles ou subadultes à partir de l'éclosion, d'adultes à partir de juvéniles.

- la culture (*sensu stricto*) qui consiste à élever un Céphalopode depuis l'éclosion jusqu'à la reproduction, la ponte et l'obtention de jeunes viables de seconde génération.

Nous relaterons ici toutes les réalisations de cultures. Les élevages ne seront considérés que s'ils ont été réalisés dans un but scientifique mais à grande échelle ou dans une perspective commerciale.

1) Cultures à petite échelle.

Ces cultures sont réalisées sur un petit nombre d'animaux dans un but scientifique (laboratoires de recherche) ou éducatif (aquariums publics). Ainsi depuis une vingtaine d'années 12 espèces de Céphalopodes ont été cultivées, la plupart de ces élevages ayant été réalisés par deux groupes de chercheurs :

- Au laboratoire Arago (Banyuls-sur-mer) S. von BOLETZKY, seul ou avec ses collaborateurs a cultivé la Seiche *Sepia officinalis*, l'*Eledone moschata* et trois espèces de Sepioles (tableau I).

- Aux Etats-Unis, à Miami, puis à Galveston (Texas), HANLON et ses collaborateurs ont cultivé quatre espèces d'Octopodidae à jeunes benthiques (HANLON et FORSYTHE, 1985), (tableau I).

Tableau I

Céphalopodes cultivés à petite échelle (d'après HANLON, 1987)

Ordre	Familles	Espèces	Mode de vie (post-embr.) (1)	Nombre de jours de culture	Nombre de générations	circuit d'eau	Références
Sepioidea	Sepiidae	*Sepia officinalis*	benthique	420	2	fermé	SCHRODER, (1966)
		"	"	730	1	ouvert	BOLETZKY, (1979b)
		"	"	609	3	"	PASCUAL, (1978)
		"	"	1800	5	"	ZAHN, (1979) ; pers. comm. (1981)
	Sepiolidae	*Sepiola affinis*	"	250	1	ouvert	BOLETZKY, et al (1971)
	"	*Sepiola robusta*	"	250	1	"	BOLETZKY, (1975a,
	"	*Sepiola rondeleti*	"	150	1	"	SUNDERS et BERGSTROM,
	"	*Sepietta oweniana*	"	300	1	"	(1981)
Octopoda	Octopodidae	*Octopus bimaculoides*	"	405	1	fermé	FORSYTHE et *al.*, (1984)
	"	*Octopus briareus*	"	500	1	ouvert	WOLTERDING, (1971)(1981)
	"	"	"	370	2	fermé	HANLON et FORSYTHE, (pers. comm. 1983)
	"	*Octopus joubini*	"	510	4	ouvert	THOMAS et OPRESKO, (1973)
	"	"	"	240	2	fermé	FORSYTHE et HANLON (1980). FORSYTHE, (1984)
	"	*Octopus maya*	"	1100	4	ouvert	VAN HEUKELEM, (1976)(1977)
	"	*Eledone moschata*	"	380	1	ouvert	BOLETZKY, (1975b)
	"	*Hapalochlaena maculosa*	"	360	2	ouvert	TRANTER et AUGUSTINE, (1973)

(1) Tous les adultes sont benthiques, à l'exception de la Seiche, necto-benthique.

2) Cultures à grande échelle.

Ces cultures, réalisées dans un but scientifique, portent sur un grand nombre (plusieurs centaines) d'animaux à la fois.

a) Culture de la Seiche *Sepia officinalis* (RICHARD, 1971, 1975)

Au laboratoire de Wimereux, A. RICHARD a cultivé pendant 10 ans (1965-1975), plusieurs générations succcessives de Seiches et , au total, plusieurs milliers d'animaux (RICHARD, 1975). Les installations étaient en circuit ouvert, avec un dispositif de chauffage permettant de maintenir l'eau à une température au moins égale à 10°, et un fond de sable et de gravier (RICHARD, 1971, 1975). La réalisation de ces cultures à grande échelle a permis à RICHARD d'étudier l'influence de la température et de la photopériode sur la croissance et la maturation sexuelle de la Seiche (RICHARD, 1971).

b) Culture du Calmar *Loligo opalescens* (YANG *et al.*, 1983, 1986)

Ces cultures ont été réalisées entre 1980 et 1983 par le groupe animé par R.HANLON, à

Galveston. Les installations sont en circuit fermé, avec tout un système de conditionnement de l'eau de mer (filtres, écumeurs, pompes, aérateurs, stérilisateurs U.V ...) et de très grands bacs allongés véritables "teuthodromes" dans lesquels les Calmars peuvent nager en bancs sans se blesser contre les parois (YANG *et al.*, 1983, 1986). La perfection de ces installations a permis de mener à bien pour la première fois, l'élevage, pourtant difficile, d'un Céphalopode pélagique (jeunes planctoniques, adultes nectoniques).

3) Essais d'aquaculture.

Ce sont des élevages à plus ou moins grande échelle, mais dans lesquels les conditions économiques prévalent : moindre coût des installations, de la nourriture. Il s'agit *in fine* de pouvoir commercialiser les animaux ainsi cultivés.

a) Elevages japonais.

CHOE et OSHIMA (1963) ont élevé à partir de l'oeuf jusqu'au juvénile et subadulte de taille commerciale trois espèces de Sepiidae (*Sepia esculenta, Sepia lycidas, Sepiella japonica*) un Sepiolidae (*Euprymna berryi*) et un Loliginidae (*Sepioteuthis lessoniana*). Malgré la réussite de cette tentative, aucune extension commerciale n'a suivi.

Toujours au Japon, diverses autres tentatives d'élevages dans un but commercial ont été entreprises (INOHA, 1971, INOHA et SEZOKO, 1967, FUKUOKA BUZEN FISHERIES EXPERIMENTAL STATION, 1968, MATSUMOTO, 1975), mais ces travaux ne sont pas publiés, ou publiés en japonais et difficilement accessibles, toutefois un compte-rendu assez détaillé de ces différentes expériences a été établi par HANLON (1987).

Octopus vulgaris semble avoir été la seule espèce à être élevée commercialement (FURUKAWA, 1965) à partir de la phase juvénile, avec des productions annuelles allant jusqu'à 100 tonnes en 1967 (communication orale d'EGUSA, cité par BOLETZKY et HANLON, 1983).

b) Elevages italiens.

Des essais d'aquaculture semi-extensive et extensive en milieu lagunaire ont été réalisés dans le sud de l'Italie (Bari, Lagune de Lesina) entre 1980 et 1983. Ce n'est pas véritablement une culture, mais un élevage, le but étant d'amener les Seiches à une taille "commerciale" (4 à 8 cm de ML,"mantle length", longueur dorsale du manteau), les Seiches de petite taille étant beaucoup plus appréciées (vendues deux à trois fois plus cher) que les grandes. Cette taille peut être atteinte en 4 mois environ (incubation des oeufs comprise) dans les conditions climatiques de la région.

A Bari, VACARELLA *et al.* (1983) ont élevé des Seiches pendant 24 à 50 jours (ML = 2,9-5,3 cm) dans de grands bassins extérieurs alimentés en circuit ouvert (surface 400 à 500 m2, profondeur 1 m). Le fond de ces bassins, couvert d'algues (Entéromorphes) abritait une faune dense de Crustacés de petite taille (essentiellement des Gammares) dont se nourrissaient les petites Seiches. MINERVINI *et al.* (1982) ont également réalisé des expériences d'élevage intensif de jeunes Seiches.

PALMEGIANO et d'APOTE (1983) avaient présenté un projet d'ensemencement en oeufs de la lagune de Lesina en vue de réaliser un élevage extensif de Seiches.

4) Bilan des différentes tentatives d'élevage.

La plupart des cultures réussies portent sur des espèces benthiques à jeunes benthiques

(tableau I), qui sont sûrement les plus faciles à élever (voir p. 9), avec une exception remarquable : *Loligo opalescens*, espèce nectonique à jeunes planctoniques. Toutefois, les moyens mis en oeuvre pour mener à bien cet élevage sont considérables , ce qui rend cette expérience difficilement comparable aux autres . Il n'en demeure pas moins que les diverses espèces ont des exigences différentes, et que leur physiologie , leur comportement et leur écologie doivent être connus et pris en compte avant l' installation d'un bac d'élevage. Il faut assurer un minimum d'eau de bonne qualité à chaque individu, et suffisamment d'espace horizontal et vertical pour permettre la prise de nourriture, la locomotion et les autres habitudes comportementales de l'espèce (HANLON et HIXON, 1983). Ainsi les Poulpes sédentaires ont besoin d'un abri et d'une fermeture efficace des bacs ou d'une barrière infranchissable (comme l'anneau de mousse synthétique utilisé par BOYLE, 1981) pour interdire toute évasion. Les Calmars, nageurs actifs, ont besoin d'un grand espace horizontal pour évoluer (HANLON et HIXON, 1983). Les Seiches, necto-benthiques, se situent entre les deux. Les circuits ouverts et les circuits fermés ont été utilisés aussi largement les uns que les autres (BOLETZKY et HANLON, 1983, HANLON 1987) : tout dépend des possibilités locales et des exigences de l'espèce. Néanmoins, une installation en circuit ouvert est plus facile à réaliser et moins coûteuse qu'un circuit fermé, et se prête donc davantage à un élevage à but commercial.

III. BASES BIOLOGIQUES DE LA CULTURE DE CEPHALOPODES.

Comme nous l'avons souligné précédemment, une bonne connaissance de la biologie d'une espèce est un préalable indispensable à toute tentative de culture. Nous allons examiner les principaux points à prendre en considération.

1. Croissance.

Les Céphalopodes sont des animaux à croissance rapide : pour une durée de vie courte (en général un ou deux ans), ils atteignent des tailles (longueur du manteau : ML) de 25 cm pour la Seiche, de 30 à 40 cm pour des Calmars communs. De plus le taux de conversion est élevé (BOUCAUD-CAMOU et BOUCHER-RODONI, 1983, MANGOLD, 1983).

La croissance est exponentielle au début de la vie, elle devient logarithmique ensuite (FORSYTHE et VAN HEUKELEM, 1987). La vitesse de croissance, comme l'a montré RICHARD (1971) dépend de la température. Chez les Céphalopodes des régions tempérées, on constate un ralentissement de la croissance en hiver (MEDHIOUB, 1986). En élevage, où des températures plus élevées que dans la nature peuvent être maintenues, on peut obtenir des vitesses de croissance supérieures à celles observées dans la nature (YANG *et al.*, 1986).

2. Nutrition.

La condition d'obtention d une bonne croissance en élevage est, outre une température suffisante, la fourniture d'une nourriture abondante et variée, équivalente à celle trouvée dans la nature (RICHARD, 1971, BOLETZKY, 1974 c), sinon on risque d'obtenir des animaux nains, sous-alimentés (BOLETZKY, 1974 c).

Les Céphalopodes sont des prédateurs assez voraces se nourrissant presque exclusivement de proies vivantes, Crustacés, Poissons et Mollusques formant l'essentiel de leur alimentation

(BOUCAUD-CAMOU et BOUCHER-RODONI, 1983, NIXON, 1987). La proportion de ces trois groupes dans le régime alimentaire varie avec le mode de vie et avec l'âge (BOUCAUD-CAMOU, 1987).

Les stades post-embryonnaires se nourrissent exclusivement de petits Crustacés, le régime alimentaire devenant ensuite plus varié avec une proportion de Crustacés qui va diminuant (BOUCAUD-CAMOU, 1987, BOUCHER-RODONI *et al.*, 1987).

En élevage, des aliments très variés ont été essayés (voir la revue détaillée de BOLETZKY et HANLON, 1983). La fourniture de nourriture vivante , souvent difficile à se procurer, pose un problème. Aussi, de la nourriture morte -fraîche, séchée, congelée- a été offerte à plusieurs Céphalopodes, ainsi que des proies vivantes, mais faciles à obtenir ou à élever (Artemies, Gammares). Le tableau II résume ces différents essais.

Tableau II

Nourriture morte et proies faciles à élever acceptées par différents Céphalopodes
(tableau réalisé d'après les données de BOLETZKY et HANLON, 1983)

Espèces	Post-embryonnaires	Références	Juvéniles et adultes	Références
Sepia officinalis	*Artemia salina*	FERAL (1978) BOUCAUD-CAMOU (non publié) RICHARD (1971,75)	Poissons morts en mouvement	BOLETZKY et HANLON (1983) BOUCAUD-CAMOU (non publié) MINEVIMI et al (1982)
	Gammares	VACARELLA et al. (1981) MASANET (1986)	Poissons congelés	MASANET (1986)
Sepia lycidas	aliments congelés	FUKUOKA BUZEN FISH. (1968)	morceaux de Poissons	FUKUOKA BUZEN FISHERIES (1968)
Sepia esculenta *S. subaculeata (S.lycidas)* *Sepiella maindroni* *S.subaculeata (S.lycidas)*	larves de Crevettes congelées	EGUSA (non publié) cité par BOLETZKY et HANLON (1983)	morceaux de Poissons Crevettes salées. chair de Poisson	OSHIMA et CHOE (1961, CHOE et OSHIMA (1963) CHOE (1966a) EGUSA
Loligo vulgaris	*Artemia salina*	BOLETZKY (1974a,1976a)	Poissons morts, morceaux de Poissons	BIDDER (1950)
Loligo forbesi	"	"	"	"
Loligo opalescens	*Artemia salina*	HURLEY (1976) YANG et al. (1983,86)		
Loligo pealei	Jaune d'oeuf, morceaux de moules.	CRANLEY (1976) cité par BOLETZKY et HANLON (1983)		
Doryteuthis bleekeri			morceaux de Thon Sardines congelées	MATSUMOTO (1976) MATSUMOTO et SHIMADA (1980)
Illex illecebrosus			Capelans morts	BRADSHAW et ALDRICH (1969) BOUCHER-RODONI (1975) O'DOR et al. (1977)
Todarodes pacificus			morceaux de Poisson et Crevettes	FLORES et al.(1976) SOICHI (1976)
Octopus dofleini	*Artemia salina* Krill congelé, granulés à truites	MARLIAVE (1981)	Crabes vivants, filet de Poissons	HARTWICK et al. (1981)
Octopus vulgaris	*Artemia salina* morceaux de Crabes	BOLETZKY (1974a) BOLETZKY et HANLON (1983)	Crabes vivants	BOLETZKY et HANLON (1983)
Octopus bimaculatus	morceaux de Crevettes, pattes de Crabes	MESSENGER (1963) WOLTERDING (1971)	Crabes vivants	WOLTERDING (1971) HANLON (1975.
Octopus joubini	pattes de Crabes	BOLETZKY et BOLETZKY (1969) THOMAS et OPRESSO (1973), OPRESSO et THOMAS (1975, FORSYTHE et HANLON (1980,81) FORSYTHE (1981)	Crabes, Poissons ou Crevettes morts (immobilisés)	FORSYTHE et HANLON (1980)
Octopus maya	chair de Crabes Crabes et Crevettes congelés			
	Artemia salina vivantes et congelées	VAN HEUKELEM (1976,,977)	Crabes vivants	VAN HEUKELEM (1976,,977)

On constate qu'assez souvent, ces prédateurs acceptent de la nourriture morte. Toutefois, on note alors un taux de croissance inférieur (CHOE, 1966 b, BOLETZKY et HANLON, 1983). De même, les *Artemia* paraissent surtout utiles comme aliment de secours, assurant la survie, mais pas une croissance notable (BOLETZKY, communication personnelle) Il est certain que beaucoup reste à faire dans le domaine de la nutrition qui demeure une des clés de la culture des Céphalopodes.

3. Cycle de vie.

Nous avons précédemment défini les différentes phases du cycle de vie des Céphalopodes (BOUCHER-RODONI *et al.* ; 1987, BOUCAUD-CAMOU, 1987). Nous allons envisager successivement leur comportement en élevage au cours de ces différentes étapes de leur vie.

a. Phase embryonnaire.

Il n y a en principe pas de grandes difficultés à obtenir l'éclosion des oeufs en aquarium, à condition d'assurer des conditions de développement favorable : température (ni trop basse, ni trop élevée), oxygénation et courant d'eau, salinité suffisante.

b . Phase post-embryonnaire

Cette étape de développement est tout à fait cruciale pour l'avenir d'un élevage. Les jeunes animaux doivent faire l'apprentissage de la capture des proies. Il existe souvent une forte mortalité à ce stade (YANG *et al.*, 1986). En fait, il faut distinguer les jeunes de taille relativement grande (ML = 5-10 mm) issus de gros oeufs, de moeurs benthiques (Sepiidae, Sepiolidae, Octopodidae à jeunes benthiques) qui sont assez faciles à élever, et les jeunes planctoniques, de faible taille (ML = 2-3 mm), issus de petits oeufs (Teuthoidae, Octopodidae à jeunes planctoniques) (BOLETZKY, 1974 b, 1977), beaucoup plus fragiles et difficiles à nourrir. Toutefois, la persistance du vitellus interne plusieurs jours après l'éclosion facilite le passage de l'endotrophie à l'exotrophie et permet de faire face à de mauvaises conditions passagères (BOUCAUD-CAMOU *et al.*, 1985, BOUCHER-RODONI *et al.*, 1987, BOUCAUD-CAMOU, 1987).

c. Phase juvénile.

Le passage de la phase post-embryonnaire à la phase juvénile (vers l'âge d'un à deux mois) constitue une autre étape critique dans la vie des Céphalopodes, se traduisant par une mortalité importante en élevage. En effet, des changements profonds marquent ce passage : changement de mode de vie pour les animaux dont le mode de vie n'est pas le même pour le jeune et l'adulte (Teuthoïdés, Octopodidae à jeunes planctoniques), changement de régime alimentaire, et souvent aussi changements physiologiques (BOUCAUD-CAMOU *et al.*, 1985, BOUCHER-RODONI *et al.*, 1987, BOUCAUD-CAMOU, 1987). Ce passage franchi, la mortalité diminue. Au cours de la phase juvénile, période de forte croissance, une nourriture abondante doit être fournie.

d. Phase sub-adulte.

Elle correspond à la maturation sexuelle. Là encore une quantité importante de nourriture doit être assurée, quoique certaines espèces diminuent leur prise de nourriture à l'approche de la maturité sexuelle (BOLETZKY et HANLON, 1983, BOUCAUD-CAMOU, 1987, BOUCHER-RODONI *et al.*, 1987)

Il faut noter toutefois qu'en élevage, la maturation sexuelle est en général beaucoup plus précoce que dans la nature, et l'on obtient souvent des adultes nains (BOYLE, 1983, YANG *et al.*, 1986). Ce phénomène demeure encore mal expliqué, mais il semble très général.

e. Phase adulte.

C'est la phase de reproduction. Les animaux s'accouplent et pondent en général facilement en aquarium. La mortalité qui intervient après la reproduction est un phénomène général et naturel chez les Céphalopodes. Cependant en élevage, on peut parfois observer des survies plus prolongées que dans la nature (BOLETZKY, 1975 c, 1987).

IV.POTENTIALITES ET LIMITATIONS DE LA CULTURE DE CEPHALOPODES.

Nous avons vu que plusieurs espèces de Céphalopodes avaient pu être cultivées ou élevées à grande échelle. Cependant, la culture des Céphalopodes demeure plutôt confinée dans les laboratoires et le passage au stade commercial ne s'est pas vraiment fait, sauf dans un ou deux cas très ponctuels. Nous allons examiner ce qui peut encourager ou freiner l'aquaculture "commerciale" des Céphalopodes.

La vitesse de croissance et le taux de conversion élevé (30 à 70 %, MANGOLD, 1983, HANLON, 1987) sont les principaux atouts du groupe. Par ailleurs, outre leur valeur marchande élevée, les Céphalopodes sont particulièrement intéressants d'un point de vue nutritif. Ils contiennent peu de déchets, la chair est très riche en protéines et pauvre en lipides (KREUZER, 1984). Les viscères contiennent diverses substances intéressantes qui pourraient être utilisées (KREUZER, 1984).

Par contre ce sont des animaux assez exigeants pour la qualité de l'eau comme nous l'avons vu précédemment. Les installations d'aquaculture ne peuvent pas être mises en oeuvre n'importe où, et les exigences de différentes espèces ne sont pas les mêmes.

Enfin, le problème de la nourriture n'est pas vraiment résolu : la plupart des espèces, à une étape ou une autre de leur cycle de vie, ont besoin d'une nourriture vivante , souvent coûteuse, et celle-ci semble indispensable pour assurer une bonne croissance. Cette exigence est contraignante. Il est certain que la mise au point d'un aliment artificiel satisfaisant ferait disparaître l'un des principaux points de blocage de l'aquaculture des Céphalopodes.

V. CRITERES DE CHOIX DES ESPECES A CULTIVER.

Relativement peu d'espèces, nous l'avons vu, ont été cultivées avec succès. Toutes ne sont pas intéressantes du point de vue de l'aquaculteur. Nous allons examiner les principaux critères de choix , toujours dans une perspective commerciale.

1. Mode de vie.

Les epèces benthiques (donc relativement sédentaires) sont les plus faciles à maintenir en élevage, car elles ne demandent pas beaucoup de place et ne risquent pas de se blesser dans des bassins trop petits. Parmi elles, celles qui ont des jeunes benthiques seront beaucoup plus faciles à cultiver : nous avons vu que ces jeunes, robustes, s'élevaient facilement et, dans le cas des Octopodes, acceptaient souvent de la nourriture morte. Pour la Seiche, il faudrait prévoir des agitateurs assurant aux aliments une certaine

mobilité.

2. Durée de vie.

Presque tous les Céphalopodes ont des durées de vie courte (un ou deux ans), mais ceux qui ont les durées de vie les plus courtes sont à privilégier.

3. Taille adulte.

Les animaux trop petits à l'état adulte sont à écarter, à moins qu'il existe un marché pour eux.

4. Régime alimentaire.

Les animaux acceptant de la nourriture morte paraissent bien entendu de bons candidats à l'aquaculture et pourront sans doute plus facilement accepter un aliment artificiel. Une présentation 'animée" pourrait améliorer la prise de nourriture.

5. Valeur commerciale.

Cet aspect économique est bien entendu primordial : seules les espèces à haute valeur commerciale peuvent être intéressantes à cultiver. Dans le tableau III nous avons fait la liste de quelques espèces cultivées (ou élevées) avec succès, et porté en regard de chacune les différents critères énumérés ci-dessus.

Tableau III

Caractéristiques pour l'aquaculture,
de quelques Céphalopodes élevés ou cultivés avec succès.

	ML à l'éclosion (mm)	ML ou poids de l adulte	Durée de vie (en mois)	Nourriture morte acceptée (1)	Valeur commerciale (2)	Distribution géographique
		ML (mm)				
Sepia esculenta (A)	5-6	180 (max)		+ +	+ + +	Japon, Corée
Sepia lycidas	9	380 (max)		+ + +	+ + +	Japon, Corée
Sepia officinalis	7-9	100 -250	18-24	(+ +)	+ + +	Europe
Sepiella japonica	4-5	100 (max)		+ +	+ + +	Japon, Corée
Sepiola rondeleti	2,2	30	5-9		0	Méditerranée
Loligo opalescens (B)	3	100-.90	18-24		+	Californie
Sepioteuthis lessoniana	6	100-360	18-30	(+ +)	+ +	Indo-Pacifique
		Poids (g)				
Eledone moschata (C)	10	500-600	15-18	+ + +	+	Méditerranée
Octopus briareus	7	1000	10-17	+	+ +	Atlant. tr. tropical
Octopus joubini	3-5	53	6-12	+	0	"
Octopus maya	7	1000	8-12	+	+ +	Golfe du Mexique
Octopus vulgaris	2	3000	12-24	+	+ + +	Mondiale (eaux tempérées et chaudes).

(A) (Sepioidea) : adultes nectobenthiques (Seiches) ou benthiques (Sepiolas),post-embryonnaires benthiques
(B) (Teuthoidea) : adultes nectoniques, post-embryonnaires planctoniques
(C) (Octopodidae) : adultes benthiques, post-embryonnaires benthiques sauf *Octopus vulgaris*.

ML : longueur dorsale du manteau
(1) nourriture morte acceptée : + par les post-embryonnaires ; ++ par les juveniles-adultes , +++ : durant tout le cycle de vie;(++) à (+++) : difficilement ou très occasionnellement.
(2) valeur commerciale . +++ élevée ; ++ moyenne ; + faible ou très localisée ; 0 : nulle.

On peut constater que, selon ces critères , *Octopus maya* et *Octopus briareus* paraissent (comme l'avait signalé HANLON, 1987) de bons candidats à l'aquaculture, tout au moins dans leur aire de répartition géographique (Amérique centrale). En ce qui concerne le Japon et l'Europe, les Seiches au

moins pendant leur phase juvénile) paraissent aussi des animaux potentiellement intéressants pour l'aquaculture.

VI.CONCLUSION : AVENIR DE LA CULTURE DES CEPHALOPODES.

Vingt-cinq ans après les premières tentatives réussies , l'aquaculture des Céphalopodes n'en est encore qu'à un stade expérimental. Cependant, la situation évolue . le marché existe, avec les demandes croissantes des pays gros consommateurs, tandis que la progression récente des connaissances sur la biologie des Céphalopodes et les divers essais réussis de culture ont fait tomber les obstacles matériels. On peut donc penser que, dans un avenir proche, l'aquaculture des Céphalopodes va se développer Sera-t-elle intensive ou extensive ?

Dans l'état actuel de la situation, la culture intensive semble plutôt adaptée à un marché relativement étroit et à des animaux atteignant des prix élevés (par exemple les Calmars pour les électro-physiologistes, les Poulpes d'ornement pour les aquariophiles), ou à des écloseries et des nurseries produisant des juvéniles de petite taille dans un but de repeuplement. La culture extensive, si les conditions locales sont favorables (par exemple celle envisagée en lagune par les Italiens PALMEGIANO et SEQUI, 1981 , PALMEGIANO et d'APOTE, 1983) paraît mieux adaptée à la production d'animaux pour la consommation alimentaire. Il semble que, dans l'immédiat, cette approche soit la première suivie. La Mauritanie et le Sénégal offrent également des conditions favorables au développement de l'aquaculture de Céphalopodes · présence d'espèces à haute valeur commerciale, eaux très poissonneuses, bonnes conditions climatiques, main d'oeuvre abondante et peu coûteuse. L'aquaculture intensive massive ne pourra vraiment se développer qu'avec la mise sur le marché d'un aliment artificiel et le développement de distributeurs automatiques adaptés.

REMERCIEMENTS

Je suis très reconnaissante à Monsieur S von BOLETZKY d'avoir bien voulu lire et critiquer cet article.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BIDDER, A.M., 1950. The digestive mechanism of the european squids *Loligo forbesi*, *Alloteuthis media* and *Alloteuthis subulata*. Quart. J. Microsc. Sci. 91 : 1-43.

BOLETZKY, S.v., 1974 a. Elevage de Céphalopodes en aquarium. Vie et Milieu XXIV, A : 309-340.

BOLETZKY, S.v., 1974 b. The "larvae" of Cephalopoda. A review. Thalassia jugoslavica 10 . 45-76.

BOLETZKY, S.v , 1974 c. Effets de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). Bull. Soc. Zool. Fr. 99 : 667-673.

BOLETZKY, S v., 1975 a. The reproductive cycle of Sepiolidae (Mollusca Cephalopoda). Pubbl. Staz.

Zool. Napoli 39, Suppl. : 84-95.

BOLETZKY, S. v., 1975 b. Le développement d'*Eledone moschata* (Mollusca, Cephalopoda) élevée au laboratoire. Bull. Soc. Zool. France 100 : 361-367.

BOLETZKY, S. v., 1975 c. Spawning behaviour independant of egg maturity in a cuttlefish (*Sepia officinalis* Linnaeus). Veliger 17 : 247-249.

BOLETZKY, S.v.., 1977. Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. Symp. Zool. Soc. Lond. 38 : 557-567.

BOLETZKY, S. v., 1979 a. Observations on the early post-embryonic development of *Loligo vulgaris* (Mollusca : Cephalopoda). Rapp. Comm. int. Mer Médit. 25/26 (10) : 155-158.

BOLETZKY, S. v., 1979 b. Growth and life-span of *Sepia officinalis* under artificial conditions (Mollusca : Cephalopoda). Rapp. Comm. int. Mer Médit. 25/26 (10) : 159-168.

BOLETZKY, S. v., 1987. Fecundity variation in relation to intermittent or chronic spawning in the cuttlefish, *Sepia officinalis* L. (Mollusca : Cephalopoda). Bull. Mar. Sci., 40 : 382-387.

BOLETZKY, S. v. et BOLETZKY, M.V. v., 1969. First results in rearing *Octopus joubini* Robson, 1929. Verh. naturf. Ges. Basel 80 : 56-61.

BOLETZKY, S. v. BOLETZKY M.V. v , FROSCH D et GÄTZI V , 1971 Laboratory rearing of Sepiolinae (Mollusca : Cephalopoda). Mar. Biol. 8 : 62-87.

BOLETZKY, S.V. et HANLON, R.T , 1983. A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopod molluscs. Mem. Natl. Mus. Victoria, Melbourne 44 : 147-187.

BOUCAUD-CAMOU, E., 1987. Ecophysiologie de la digestion chez les Céphalopodes. Haliotis 16 : 267-282.

BOUCAUD-CAMOU, E. et BOUCHER-RODONI, R., 1983. Feeding and digestion in Cephalopods. In "The Mollusca", vol. 5, Physiology, Part 2, Academic Press : 149-187.

BOUCAUD-CAMOU, E., YIM, M. et TRESGOTS, A., 1985. Feeding and digestion of young *Sepia officinalis* L. (Mollusca : Cephalopoda) during post hatching development. Vie et Milieu 35 : 263-266.

BOUCHER-RODONI, R., 1975. Vitesse de digestion chez les céphalopodes *Eledone cirrosa* (Lamarck) et *Illex illecebrosus* (Le Sueur). Cah. Biol. marine 16 : 159-175.

BOUCHER-RODONI, R., BOUCAUD-CAMOU, E. et MANGOLD, K., 1987. Feeding and digestion. In "Cephalopod Life Cycles". Vol. II, P. BOYLE ed., Academic Press : 85-108.

BOYLE, P. R., 1981. Methods for the aquarium maintenance of the common octopus of British waters, *Eledone cirrhosa*. Laboratory animals 15 : 327-331.

BOYLE, P R , 1983. *Eledone cirrhosa* In "Cephalopod Life Cycles" vol I., P BOYLE ed., Academic Press : 365-386.

BRADBURY, H.E. et ALDRICH, F.A , 1969 Observations on feeding of the squid *Illex illecebrosus illecebrosus* (Lesueur, 1921) in captivity. Can. J. Zool. 47 : 913-915.

CADDY, J.F , 1983. Advances in assesment of world cephalopod resources. FAO Fish Tech. Pap. 231 : 452

CHANLEY, P , 1976. Rearing and maintenance of squid, *Loligo pealei*. Unpublished Quartely and Annual Reports (July 1975 to December 1976) to NIH (N° 1-RR-5-2150) : 63 p.

CHOE, S., 1966 a. On the eggs, rearing, habits of the fry, and growth of some Cephalopoda. Bull. Mar. Sci. 16 : 330-348.

CHOE, S., 1966 b. On the growth, feeding rates and the efficiency of food conversion for cuttlefishes and squids. Korean J. Zool. 9 : 72-80.

CHOE, S. et OSHIMA, Y. 1963. Rearing cuttlefishes and squids. Nature 197 : 307.

FERAL, J.P , 1978. La régénération des bras de la Seiche *Sepia officinalis* L. (Cephalopoda, Sepioïdea). I. Etude morphologique. Cah. Biol. marine 19 : 355-361.

FLORES, E.E.C., IGARASHI, S. MIKAMI, T. et KOBAYASHI, K., 1976. Studies on squid behaviour in relation to fishing. I. On the handling of squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup, for behavioral study. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 27 : 145-151.

FORSYTHE, J. W , 1981. A study of the growth of *Octopus joubini* Robson 1929 reared in controlled closed seawater systems. M. Sc. thesis, Texas A & M.University, College station, Texas, 79 p.

FORSYTHE, J.W., 1984. *Octopus joubini* (Mollusca · Cephalopoda) · A detailed study of growth through the full cycle in a closed seawater system. J. Zool. Lond. 202 : 393-417.

FORSYTHE, J.W. et HANLON R.T., 1980. A closed marine system for rearing *Octopus joubini* and other large-egged benthic marine octopods. Lab. Animals 14 : 137-142.

FORSYTHE, J.W. et HANLON R.T., 1981. First rearing of *Octopus joubini* Robson on mysidacean and caridean shrimps. Bull. Amer. Malac. Union for 1980 : 42-45.

FORSYTHE, J.W., DeRUSHA R.H. et HANLON R.T. , 1984. Notes on the laboratory culture of *Octopus bimaculoides*, the California mud-flat Octopus. Am. Malacol. Bull. 2 : 92 (Abstract).

FORSYTHE, J.W. et VAN HEUKELEM, W.F., 1987 Growth. In "Cephalopod Life Cycles". Vol. II, P. BOYLE ed., Academic Press :135-156.

FUKUOKA BUZEN FISHERIES EXPERIMENTAL STATION , 1968. Studies on the pond culture of KAMINARI-IKA (*Sepia lycidas*). Research report for 1967, 29 p. (en japonais).

FURUKAWA, A., 1965. Tecnicas de cultura de peixes, crustaceos e moluscos marinhos em aguas razas ou inferiores, particulamente de cultura artificial (traduit du japonais). B. Est. Pesca 5 : 18-30.

HANLON, R.T., 1975. A study of the growth in *Octopus briareus*, with notes on its laboratory rearing, mating, and field behaviour. M. Sc. thesis, Univ. Miami, 111 p.

HANLON, R.T., 1987 Mariculture. In Cephalopod Life Cycles, II, P.R. BOYLE ed., Academic Press, · 291-305.

HANLON , R.T et FORSYTHE, J W. , 1985. Advances in the laboratory culture of octopuses for biomedical research. Lab. An. Sci. Feb. 1985 : 33-40.

HANLON, R.T. et HIXON, R.F., 1983. Laboratory maintenance and culture of octopuses and loliginid squids. In Culture of marine Invertebrates, Selected Readings , C.J. BERG Jr. ed., Hutchinson Ross publishing Company, Stroudsburg Pennsylvania : 44-61.

HARTWICK, B., TULLOCH, L., et Mc DONALD, S , 1981 Feeding and growth of *Octopus dofleini*

(Wülker). Veliger 24 : 129-138.

HURLEY, A.C., 1976. Feeding behaviour, food consumption, growth and respiration of the squid *Loligo opalescens*. Fish. Bull. 76 : 433-442.

INOHA , M. , 1971 Studies on the seedling production of Kobushime *Sepia* (*Platysepia*) *latimanus* Quoy and Gaimard. Project report for year 1966. Ryukyu (Okinawa). Fish. Res. Lab. 136-138 (en japonais).

INOHA , M. et SEZOKO , M. , 1967. The experiment on the culture of Aori-Ika (white squid) *Sepioteuthis lessoniana*. Project report for year 1986. Ryukyu (Okinawa). Fish. Res. Lab. 74-80 (en japonais).

KREUZER, R., 1984. Cephalopods : handling, processing and products. FAO Fish. Tech. Pap. 254 108 p

MANGOLD, K., 1983. Food, feeding and growth in cephalopods. Mem. Natl Mus. Victoria Melbourne 44 81-93.

MARLIAVE, J.B., 1981. Neustonic feeding in early larvae of *Octopus dofleini* (Wülker). Veliger 23 350-351.

MASANET, P., 1986. Contribution à la connaissance de l'élevage de la Seiche *Sepia officinalis officinalis* L. Rapport de stage de formation 2ème année, technicien supérieur en aquaculture, USTL Montpellier et aquarium du Musée océanographique de Monaco. 58 p.

MATSUMOTO, R.F., 1975. Short-term holding culture of Aori-Ika (*Sepioteuthis lessoniana*). Fishing Village 41 : 21-22 (en japonais).

MATSUMOTO, R.F., 1976. Transportation and maintenance of adult squid (*Doryteuthis bleekeri*) for physiological studies. Biol. Bull. 150 : 279-285.

MATSUMOTO, R.F., et SHIMADA, 1980. Further improvement upon maintenance of adult squid (*Doryteuthis bleekeri*) in a small circular and closed system aquarium tank. Biol. Bull. 159 319-324.

MEDHIOUB, A., 1986. Etude de la croissance et du cycle sexuel de la Seiche (*Sepia officinalis* L.) des côtes normandes. Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Caen.

MESSENGER, J.B. 1963. Behaviour of young *Octopus briareus* Robson. Nature 197 1186-1187

MINERVI, R., SEQUI, R. et BARBATO, F , 1982. Considerazioni sull' allevamento intensivo di *Sepia officinalis* (Mollusca Cephalopoda). Naturalista Sicil. S IV, 6 (suppl.) : 118-119.

NIXON, M. 1987 Cephalopod diets. In "Cephalopod Life Cycles" Vol. II, P. BOYLE ed., Academic Press 201-219.

O'DOR, R. K., DURWARD, R.D., et BALCH, N., 1977. Maintenance and maturation of the squid (*Illex illecebrosus*) in a 15 meter circular pool. Biol. Bull. 153 : 322-335.

OPRESKO, L. et THOMAS, R., 1975. Observations on *Octopus joubini* : some aspects of reproductive biology and growth. Mar. Biol. 31 : 51-61.

OSHIMA, Y et CHOE, S , 1961. On the rearing of young cuttlefish and squid. Bull. Jap Soc. Scient. Fish. 27 : 979-986.

PALMEGIANO, G B et d'APOTE, M.P , 1983. Combined effects of temperature and salinity on cuttlefish

(*Sepia officinalis* L.) hatching. Aquaculture 35 : 259-264.

PALMEGIANO, G.B. et SEQUI, R., 1981. The possibility of the introduction of cuttlefish *Sepia officinalis* in a management strategy for the coastal lagoons. International Symposium on coastal lagoons. UNESCO, Bordeaux (France), sept. 1975.

PASCUAL, E., 1978. Crecimiento y alimentacion de tres generationes de *Sepia officinalis* en cultivo. Inv Pesq. 42 : 421-442.

RICHARD, A., 1971. Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. Lille.

RICHARD, A. , 1975. L'élevage de la Seiche (*Sepia officinalis* L., Mollusque Céphalopode). 10 th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, Sept. 17-23 1975, 1 359-380.

SOICHI, M., 1976. On the growth and food quantity of young common squid, *Todarodes pacificus* , in captivity. Dosuishi 13 (4) : 79-82 (en japonais).

SCHRÖDER, W., 1966. Beobachtungen bei der Zucht von Tintenfischen (*Sepia officinalis*). Sber. Ges. naturf. Freunde (N.F.) 6 : 101-107.

SUMMERS, W.C. et BERGSTRÖM, B., 1981. Cultivation of the Sepiolid squid *Sepietta oweniana*, and its ecological significance. Amer. Zool., 20 : 927.

THOMAS, R.F. et OPRESKO, L. , 1973. Observations on *Octopus joubini* : four laboratory reared generations. Nautilus, 87 : 61-65.

TRANTER, D.J. et AUGUSTINE, O. , 1973. Observations on the life history of the blue-ringed octopus *Hapalochlaena maculosa*. Mar. Biol. ,18 : 115-128.

VACARELLA, R., DE ZIO, V., MARANO, G. et PASTORELLI, A.M., 1983. Allevamento di stadi giovanili di *Sepia officinalis* L. Alimentati con *Gammarus equicauda* Matynov (Amphipoda). Quad. Ist. Idrobiol. Acq. "G. Brunelli", 3 : 3-8.

VAN HEUKELEM, W.F., 1976. Growth, bio-energetics and life-span of *Octopus cyanaea* and *Octopus maya*. Ph. D. thesis, Univ. Hawaii : 234 p.

VAN HEUKELEM, W.F., 1977. Laboratory maintenance, breeding, rearing and biomedical research potential of the Yucatan octopus (*Octopus maya*). Lab. Anim. Sci., 27 : 852-859.

VOSS, G.L.,1973. Cephalopod resources of the world. FAO Fish. Circ.,149 : 75 p.

WOLTERDING, M.R., 1971. The rearing and maintenance of *Octopus briareus* in the laboratory with aspects of their behaviour and biology. M. Sc. thesis, Univ. Miami : 120 p.

WOLTERDING, M.R., 1981. The rearing and maintenance of *Octopus briareus* in the laboratory with aspects of their behaviour and biology. Bull. Am. Malacol. Union for 1980 : 73.

YANG, W.T., HANLON, R.T., KREJCI, M.E., HIXON, R.F. et HULET, W.H., 1983. Laboratory rearing of *Loligo opalescens* the market squid of California. Aquaculture 31 : 77-88.

YANG, W.T., HIXON, R.F., TURK, P.E., KREJCI, M.E., HULET, W.H. et HANLON, R.T., 1986 Growth behaviour and sexual maturation of the market squid *Loligo opalescens*, cultured through the life cycle. Fish. Bull. 84 : 771-798.

ZAHN, M., 1979 *Sepia officinalis* (Sepiidae) - Ruheverhalten, Tarnung und Forbewegung. Film E 2271 des IWF, Göttingen 1977. Publ. Wiss. Film, Sekt., Biol., Ser. 12, N° 2/2271 : 17 p.

HALIOTIS, 19 (1989) : 215-226.

MORTALITE HIVERNALE CHEZ LA PALOURDE JAPONAISE *RUDITAPES PHILIPPINARUM* SUR LE LITTORAL ATLANTIQUE : ASPECTS BIOCHIMIQUE ET ECOPHYSIOLOGIQUE.

par

Philippe GOULLETQUER

IFREMER, Laboratoire National Ecosystèmes Conchylicoles (LEC)

B.P. 133, 17390 LA TREMBLADE (FRANCE).

ABSTRACT : WINTER MORTALITIES OF THE MANILA CLAM *RUDITAPES PHILIPPINARUM* ALONG THE FRENCH ATLANTIC COASTS : BIOCHEMICAL AND ECOPHYSIOLOGICAL ASPECTS.

For some years, high mortalities on Manila clam's breeding occured at the end of Winter on Atlantic coasts. The ecophysiological survey of population was performed using a ground culture technique. This permitted to characterize the conditions related with mortalities such as a loss in dry weight and a decrease of metabolic reserves. A comparison of biochemical composition was conducted during the occurence of mortality on different sites along the Atlantic coast, and in different ecosystems (tidal land, oysters ponds).

RESUME :

Depuis quelques années, des mortalités importantes sur les élevages de palourde japonaise *"Ruditapes philippinarum"* sont signalées en fin de période hivernale sur le littoral atlantique. L'étude écophysiologique d'une population réalisée sur l'estran du bassin de Marennes-Oléron permet de caractériser les conditions d'apparition d'une mortalité importante, en particulier un fort amaigrissement associé à une disparition des substances biochimiques de réserve chez les animaux. Une comparaison biochimique est effectuée sur différents sites du littoral atlantique en période de mortalité ainsi que sur différents types de milieux (estran, claires) afin de vérifier ces conditions.

Mots clés : mortalité, *Ruditapes philippinarum*, glycogène, claires ostréicoles, estran.

Key-words : mortality, *Ruditapes philippinarum*, glycogen, oyster pond, tidal bottom.

INTRODUCTION

Parallèlement à l'extension de l'élevage de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, et l'augmentation des biomasses en élevage, des cas de mortalités hivernales anormales non associées à des parasites affectent les populations dans différents sites du littoral. En particulier dans les secteurs où les élevages sont effectués successivement en claires ostréicoles puis sur estran, seules les dernières populations sont affectées par les mortalités hivernales (Goulletquer *et al.*, 1986).

De telles mortalités anormales ont été observées au Japon par Mori (1987) sur *Crassostrea gigas* ainsi qu'aux Etats-Unis sur différentes espèces (Leibowitz, 1987).

L'étude entreprise ici a pour but de déterminer les conditions d'apparition des mortalités à partir d'une étude écophysiologique d'une population de *Ruditapes philippinarum* élevée sur estran. Les caractéristiques communes aux populations touchées ont été mises en évidence par l'étude des compositions biochimiques sur différents sites du littoral. Par la suite, l'absence de mortalité de *R. philippinarum* en claires ostréicoles nous a amené à comparer ces populations à celles élevées sur estran pour différentes classes d'âge.

I. MATERIELS ET METHODES

D'avril 1984 à septembre 1985, un suivi mensuel est réalisé sur une population de palourdes *Ruditapes philippinarum*, élevées pendant 1 an en claires ostréicoles, et semées sur un substrat sablo-vaseux en bords de Seudre dans le bassin de Marennes-Oléron. Cinquante individus vivants, ainsi que la totalité des coquilles vides présentes, sont prélevés pour mensuration selon l'axe antéro-postérieur. La mortalité par prédation est séparée de la mortalité naturelle par observation des cassures caractéristiques, effectuées sur la coquille par *Carcinus maenas* (Parache, 1980). Les différentes classes de taille sont estimées à partir de la méthode du Simplex avec pour critère (Schnute et Fournier, 1980) :

$$A = 2 \sum_{i=1}^{n} Fi_{obs} \, Log \, (Fi_{obs}/Fi_{theo})$$

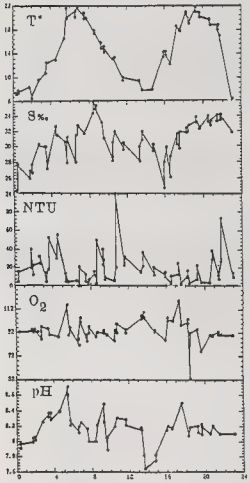
qui permet de définir les modes en les quantifiant. Une lyophilisation de la chair permet une estimation du poids sec. Nous utilisons les indices de condition P sec/ Pcoq, (P sec - P cendres) / P coq selon Walne et Mann (1975) recommandés par Lucas et Beninger (1985) comme étant des indices physiologiques précis pour les adultes. L'évolution simultanée de la masse d'eau en surface et au fond a été analysée par des mesures de température (thermomètre au mercure au 1/10°C), de salinité selon la méthode de Knudsen et d'oxygène dissous selon Winckler, (Strickland et Parson, 1972) au memotitrator Mettler OL 40RC. La turbidité est estimée au turbidimètre Hach, et exprimée en unité N.T.U., ainsi que le pH au pHmètre Schott CG822. Ces mesures ont été effectuées en périodes de vives-eaux et de mortes-eaux. Un échantillonnage sur des palourdes a été réalisé sur les estrans de la Baie de Bourgneuf et de la Trinité sur Mer, où une mortalité de l'ordre de 25 % est observée pendant l'hiver 85-86. Parallèlement, les populations en marais ostréicoles de la Baie de Bourgneuf et de Marennes-Oléron ont été échantillonnés.

En période de mortalité, un échantillonnage de palourdes est réalisé sur des animaux localisés en surface et enfouis. L'analyse biochimique de la chair est réalisée pour les protéines selon la méthode de Lowry *et al.* (1951), pour les sucres totaux et le glycogène selon la méthode de Dubois *et al.* (1956). Les lipides, après extraction selon la technique de Bligh et Dyer (1959) sont dosés selon la méthode de Marsh et Weinstein (1966). Le pourcentage de cendres dans la chair sèche est estimé par perte au feu à 450°C pendant 24 heures.

I. RESULTATS

II.1. Etude écophysiologique de la mortalité hivernale (1984-1985) dans le bassin de Marennes-Oléron

a) Evolution des paramètres physico-chimiques du milieu (fig. 1)



En période hivernale, on obtient une turbidité globalement plus élevée qu'en cours d'année (100 NTU) ; les températures les plus basses de l'année mais ne descendant pas en dessous de 6°C, sont associées à une chute de pH importante (7,6). La saturation en oxygène n'est pas différentiable de la moyenne annuelle. Des variations de salinité importantes sont observées en période hivernale, avec en particulier les plus basses salinités enregistrées (24 ‰). Le réchauffement des eaux, associé à la remontée de pH entre mars et avril 1985 s'effectue lors des plus basses salinités de l'année (24 ‰).

En effectuant des pondérations journalières (fig. 2), on constate que les écarts moyens entre surface-fond en particulier en salinité, montrent une variabilité importante pendant cette période hivernale.

Figure1 : Evolution bimensuelle des paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau (surface et fond).

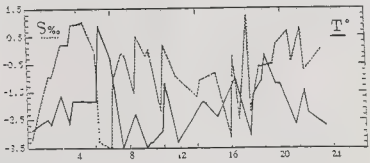


Figure 2 : Evolution des écarts moyens journaliers surface/fond (T°, S ‰).

De même les rapports salinité/température (Fig. 3), tant en surface qu'au fond, montrent pendant cette période les fluctuations les plus importantes de l'année.

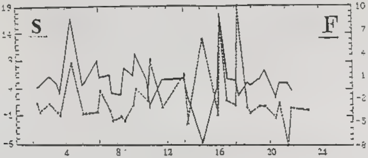


Figure 3 : Evolution des rapports S ‰/T° en surface et fond en fonction du temps.

b) Evolution des paramètres biométriques (tableau 1)

Les résultats présentés dans le tableau 1, nous permettent de constater, après une phase de croissance des mois de mai à septembre, un arrêt en période automnale qui se prolonge jusqu'aux mois de mai-juin 1985. La reprise de croissance s'effectue lors du passage du poids total de 14,75 g à 17,97 g et de l'indice de condition de 27,8 à 71,8.

	Longueur		Poids total		Poids sec		IC1 = P. Sec/P. Coq		IC2 = P. Sec × P. Cen / P. Coq	
	mm	σ	g	σ	mg	σ		σ		σ
1984										
03	28,4	0,04	5,15	0,01	123,40	6,24	46.4	1.3	40.8	1,2
04	28,1	0,05	5,26	0,02	134,94	7,71	44.5	1,2	39.4	1,3
05	28,6	0,06	5,95	0 02	189 38	11 38	61,5	2,1	54.9	2,0
06	30,6	0 05	7 22	0,03	323,87	11,91	76.6	1,5	69,3	1,5
07	31,8	0,05	8,02	0,03	402,02	23,35	92.0	2,9	83,8	2,8
08	34.9	0,07	11,11	0,06	497,66	12,09	79.2	1,6	71,1	1,5
09	36,0	0,08	12,52	0,09	432,25	21,35	62,3	2,4	54.9	2,0
10	37,6	0,12	13,60	0,11	400,41	14,13	51,3	1,2	45,2	1,5
11	36,7	0,10	13,58	0,11	341,61	15,38	43,7	1,6	38,8	1,4
12	37,5	0,11	13,96	0,12	329,35	11,82	39,9	0,7	35,2	0,7
1985										
01	37,0	0,04	13,90	0,04	253,81	17 39	39.8	1,7	34,5	1,5
02	37,3	0,09	13,96	0,08	251,63	17 23	32,9	1,9	28,8	1,7
03	38,0	0,10	14,51	0,08	256 23	8,50	31 2	0,7	27,3	0,7
04	37,9	0,11	14,27	0,10	255,57	4.12	31,3	1,3	27,1	1,1
05	38,0	0,09	14,75	0,10	257 60	23,96	32,3	2,7	27,8	2,4
06	39,9	0,14	17,97	0,14	743,52	43,01	90 5	3,6	71,8	3,2
08	41,0	0,17	19,97	0,28	950,60	49 32	95 6	3,7	76,3	3,3
09	41,0	0,39	20.95	0,77	591,9[illegible]	34,22	49 9	1,5	43,9	1,3

Tableau 1 : Evolution mensuelle des paramètres biométriques et des indices de condition.
(σ - écart-type)

Suite à la ponte ayant eu lieu entre septembre et octobre 1984, aucune reprise de poids sec en période automnale n'est observée. Un amaigrissement a débuté dès cette période et s'est prolongé jusqu'en mai 1985, occasionnant une chute de 35 % du poids sec. A l'issue de cet amaigrissement, les poids secs se situent à un niveau équivalent à ceux des mois de mai-juin 1984. Les indices de condition nous montrent un état physiologique particulièrement faible, avec des valeurs proches de 28, inférieures aux conditions initiales de début d'élevage (40).

c) Evolution des paramètres biochimiques (tableaux 2 et 3)

Au cours de la croissance printanière, une phase de stockage de glycogène (32,87 mg , 9,35 %) est observée ; elle est suivie d'une augmentation de la quantité de lipides liée à l'avancement de la maturation sexuelle. Parallèlement, la teneur en sucres totaux décroit (2,4 %). Après la ponte, précisée par la chute de lipides (7,37 % à 6,27 %), on n'observe

aucune accumulation de lipides et de sucres en période automnale. Le glycogène présente une diminution très nette des teneurs jusqu'au mois de mars (0 %). Entre février 84 et avril 85, les glucides représentent toujours moins de 1 % du poids de corps sec, tandis qu'un début d'accumulation des sucres s'effectue au mois de mai.

	Prot.		Lip		S. fx		Glyc.		Cend.	
	mg	σ	mg	σ	mg	σ	mg	σ	mg	σ
1984										
03	40,10	2,01	9,94	0,54	2,05	0,33	0,9	0,23	15,04	0,76
04	49,58	2,91	9 83	0,58	3,36	0,55	2,40	0,47	15,32	0,67
05	71,62	3,96	13,68	0,76	5,69	0,59	5,35	0,60	22,75	1,36
06	134,07	4,87	16,46	1,08	21,61	1,64	19,43	1,76	30,96	1,29
07	146,76	7 44	29,55	1,92	37,60	3,79	32,87	3,45	35,94	1,77
08	145,23	3,82	35,96	1,28	31,80	2,38	21,53	3,27	50,11	1,38
09	144,08	6,52	29,18	1,45	10,36	0,88	5,01	0,87	50,84	3,33
10	146,92	4,78	25,11	0,95	10,74	1,16	5,70	1,07	48,09	1,73
11	130,89	5,5	21 52	0 88	7,89	1,41	5,12	1,41	38,.9	1,72
.2	139,69	5,06	20,97	0,72	3,51	0,21	0,40	0,05	38,23,	1,25
1985										
01	119 56	7,35	19,19	1,02	3,19	0,54	1,66	0 48	38,00	1,92
02	122,56	7,74	17,73	1,12	1,92	0,24	0,71	0,16	31,16	1,86
03	130,44	4,18	18 68	0,96	1,44	0,10	0	-	32,28	1,23
04	131,5	7,48	17,66	0,98	2,42	0,33	0,13	0,13	34,69	1,46
05	128,14	11,8	19,04	1,63	4,55	0,88	1,84	0,60	35,91	2,58
06	318,78	18,83	51,86	5,48	60,.8	5,85	56,28	5,75	79,86	4,99
08	453,45	22,67	86,87	9,22	34,72	5,20	28,40	4,55	106,19	5,53
09	275,00	15,20	46,44	3,67	.2,38	1,50	7,17	.,25	71,70	4,24

Tableau 2 : Evolution des moyennes mensuelles des paramètres biochimiques (valeurs absolues).

Tableau 3 : Evolution des moyennes mensuelles des paramètres biochimiques (valeurs relatives).

	Prot.		Lip.		S. fx		Glyc.		Cen.	
	%	σ	%	σ	%	σ	%	σ	%	σ
1984										
03	32,51	0,42	8,06	0,11	1,66	0,22	0,73	0,16	12,19	0,19
04	36,74	0,34	7,29	0,06	2,49	0,28	1,78	0,28	.1,36	0,34
05	34,01	0,47	6,90	0,10	2,70	0,17	2,54	0,18	10,84	0,20
06	41,40	0,34	5,08	0,24	6,67	0,42	6,00	0,47	9,56	0,26
07	36,51	0,51	7,35	0,28	9,35	0,51	8,.8	0,47	8,94	0,15
08	29,78	0,36	7,37	0,19	6,52	0,52	4,42	0,63	10,28	0,15
09	33,33	0,32	6,75	0,09	2,40	0,18	1,.6	0,20	11,76	0 30
10	36,69	0,23	6,27	0,08	2,68	0,25	1,42	0 25	12,01	0,14
11	38,31	0,29	6,30	0,05	2,31	0,34	1,50	0,37	11,18	0,17
12	42,54	0,15	6,39	0,04	1,07	0,04	0,12	0,01	11,64	0,15
985										
01	42,13	0,28	6,76	0,09	1 12	0,14	0,59	0,15	13,39	0,36
02	48,71	0,56	7,05	0,08	0,76	0,05	0,28	0,05	12,38	0,25
03	50,90	0,47	7,29	0,22	0,56	0,03	0	-	12,59	0,29
04	50,86	0,47	6,83	0,08	0,93	0,09	0 05	0,05	13,42	0,31
05	49,20	0,22	7,31	0,08	1,75	0,21	0,71	0,18	13,78	0,43
06	42,87	0,43	6,98	0,48	8,09	0,63	7,57	0,63	.0,74	0,31
08	46,24	0,48	8,86	0,72	3,54	0,47	2,90	0,42	10,83	0,29
09	46,47	0,38	7,85	0,42	2,09	0,19	1,21	0,18	12,11	0,18

d) Mortalité (Fig. 4)

- Prédation par *Carcinus maenas*

La prédation s'est effectuée principalement lors de deux périodes bien distinctes correspondant d'une part à la remontée printanière des crabes sur l'estran et d'autre part, à la période d'affaiblissement physiologique. On peut séparer les classes de taille et définir les modes en les quantifiant : le premier mode correspond à la taille du semis (29 mm), et représente 31 % de la prédation. Pour le second, la taille de sortie d'hiver est de 37 mm, 69 % de la prédation se produisent alors simultanément à la mortalité naturelle.

- Mortalité naturelle

A partir de janvier 1985, une mortalité naturelle représentée par des remontées fréquentes de palourdes en surface a été remarquée, se terminant seulement à la reprise de croissance, fin mai 1985. L'histogramme nous permet de montrer l'importance de cette

mortalité en période hivernale. Seule une faible mortalité, liée à la taille de semis de 28 mm (2 % de la population) ainsi qu'à la période de ponte pour une taille de 36 mm (6 %) se dégagent par ailleurs.

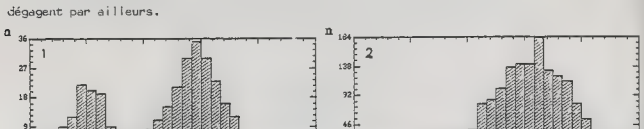


Figure 4 : Répartition des tailles de palourdes consommées par *Carcinus maenas* (1) et affectées par la mortalité naturelle (2).

On notera que la taille du mode de fréquence de mortalité sur les grandes tailles correspond à celui de la prédation. Il est donc vraisemblable que la mortalité naturelle est sous évaluée, car masquée par la prédation s'exerçant sur les palourdes affaiblies, remontées en surface. La prédation par *Carcinus maenas* sur des gammes de tailles supérieures à 30 mm est par ailleurs peu importante (Parache, 1980). En cumulant les deux types de mortalité on obtient un gradient croissant avec le temps, parallèle à l'augmentation de l'amaigrissement.

Mois	Décembre-Janvier	Janvier-Février	Février-Mars	Mars-Avril	Avril-Mai
% de la population	8	7	9	11	37

Dans le bassin de Marennes-Oléron, au cours de l'hiver 1984-1985, la mortalité observée est directement associée à la période déficitaire en glycogène, et semble être la résultante d'une absence d'engraissement en période automnale.

II.2. Aspects biochimiques des mortalités hivernales sur les estrans de la baie de Bourgneuf et de la Trinité-sur-mer

a) Estran de la baie de Bourgneuf (tableau 4)

Pour les palourdes âgées de 1 an, les animaux localisés en surface sont les plus petits ($P < 0,05$). L'amaigrissement est de l'ordre de 28 % entre les deux groupes, ce que confirment les indices de condition. Les valeurs absolues de chaque paramètre biochimique présentent des variances hétérogènes entre les 2 échantillons, distinguant ainsi les deux échantillons. Les valeurs relatives ne montrent pas de différence significative pour les protéines ($r = 0,98$) mais significative pour les lipides ($r = 4,12$) et sucres ($r = 4,76$). La comparaison du glycogène montre des variances et des moyennes significativement différentes.

Il apparait donc que la mortalité s'est orientée sur des individus plus petits dans la

population et présentant peu de réserves énergétiques (glycogène). Les animaux remontés en surface présentent moins de 0,1 % de glycogène dans la chair, par opposition aux palourdes enfouies disposant de 0,43 % de glycogène.

		Long. mm	IC_1	P. sec	Prot.	Lip.	S.T.	Glyco.
Surface	Valeurs absolues (mg) ♀	26,57 (0,07)	80,39 (0,05)	103,36 (5,07)	38,13 (2,24)	5,07 (0,35)	0,66 (0,08)	0,09 (0,03)
	Valeurs relatives (%) ♀				36,89 (1,14)	5,49 (0,13)	0,63 (0,06)	0,09 (0,02)
Enfouies	Valeurs absolues (mg) ♀	27,58 (0,08)	82,51 (0,09)	142,72 (9,72)	50,56 (4,58)	9,75 (0,65)	1,75 (0,22)	0,62 (0,12)
	Valeurs relatives (%) ♀				35,42 (0,95)	6,13 (0,09)	1,22 (0,08)	0,43 (0,07)

Tableau 4 : Comparaison des paramètres biométriques et biochimiques de la population de Bourgneuf.

b) Estran de La Trinité sur Mer (tableau 5)

Les résultats présentés dans le tableau 5, montrent pour des longueurs non significativement différentes, des écarts de poids secs de 21 %. Toutes les valeurs absolues des paramètres biochimiques diffèrent au seuil de 5 %, entre les deux lots. Seules les valeurs relatives en protéines présentent des variances non homogènes distinguant les deux lots.

Bien que l'utilisation du glycogène ne soit pas complète, 4,39 % restant, la mortalité apparait être à nouveau associée à un fort amaigrissement hivernal chez ces animaux âgés de 2 ans.

		Long. mm	IC_1	P. Sec mg	Prot.	Lip.	S.T.	Glyco.
Surface	Valeurs absolues (mg) ♀	43,26 (0,12)	73,68 (0,04)	687,75 (20,22)	241,13 (7,09)	38,84 (1,95)	36,11 (8,64)	20,19 (7,69)
	Valeurs relatives (%) ♀				35,06 (0,31)	5,65 (0,19)	5,25 (1,08)	4,39 (0,99)
Enfouies	Valeurs absolues (mg) ♀	43,20 (0,15)	58,98 (0,02)	870,24 (43,45)	391,13 (13,99)	52,41 (3,24)	63,27 (8,63)	41,98 (7,20)
	Valeurs relatives (%) ♀				33,45 (0,24)	6,02 (0,15)	7,27 (0,77)	5,09 (0,66)

Tableau 5 : Comparaison des paramètres biométriques et biochimiques de la population de la Trinité-sur-Mer.

II.3. Elevage de palourdes en marais

Dans le cadre des élevages de palourdes en marais, les amaigrissements sont peu marqués et d'une durée limitée (décembre-février), aucune mortalité hivernale importante n'est observée, le niveau trophique restant élevé pendant la période hivernale. Toutefois, le transfert d'animaux âgés de 1 an des claires ostréicoles à l'estran, peut occasionner une mortalité anormale de l'ordre de 30 % pendant la période hivernale d'amaigrissement.

a) Etat biochimique des animaux de 1 an (tableau 6)

La composition biochimique est comparable à celle observée sur le secteur de Bouin, pour les animaux enfouis, avec des teneurs plus importantes en sucres (1,66 % / 1,22 %), en particulier en glycogène, (0,87 % / 0,43 %). Aucune mortalité n'a été observée en claires ostréicoles, sur cette population, alors qu'une baisse de 30 % des effectifs a été constatée après un semis en mars 1986 sur l'estran.

03.86	Long. (mm)	IC_1	P. sec	Prot.	Lip.	S.T.	Glyc.
Valeurs absolues (mg) σ^n	28,32 (0,04)	22,2 (0,03)	143,85 (4,72)	66,09 (2,17)	8,45 (0,23)	2,74 (0,23)	1,56 (0,18)
Valeurs relatives (%) σ^n				45,94 (0,01)	5,97 (0,04)	1,06 (0,01)	0,87 (0,09)

Tableau 6 : Paramètres biométriques et biochimiques des palourdes de 1 an

b) Etat biochimique des animaux de 2 ans (tableau 7)

La composition biochimique présentée dans le tableau 7, concerne un élevage localisé en claires ostréicoles en bord de Seudre, et effectuée pendant la mortalité hivernale sur estran en 1985 pré-citée.

On constate un état physiologique très différent de la population sur estran avec en particulier un indice de condition supérieur (53,2 pour 31,3) et un état des réserves glucidiques également très supérieur (3,92 % pour 0,05 %) dû essentiellement à une reprise de croissance plus précoce dans ce milieu. Aucune mortalité anormale ne fut observée sur cette population durant l'hiver.

04.85	Long. (mm)	IC_1	P. Sec	Prot.	Lip.	S.T.	Glyc.
Valeurs absolues (mg) σ^n	36,56 (0,07)	53,22 (0,05)	404,12 (5,96)	182,95 (2,60)	30,18 (0,41)	23,96 (0,69)	17,21 (0,60)
Valeurs relatives (%) σ^n				45,43 (0,13)	7,51 (0,38)	5,56 (0,10)	3,92 (0,11)

Tableau 7 : Paramètres biométriques et biochimiques des palourdes de 2 ans

III. DISCUSSION

Les paramètres hydrologiques mesurés sur le premier site d'élevage montrent une évolution comparable aux résultats du Réseau National d'Observation entre 1977 et 1981, avec un minimum de salinité 24 ‰ proche de celui de l'année 1977 (Héral et al., 1984). Les températures et les salinités restent compatibles à la "zone fonctionnelle" déterminée génétiquement, définie par Bernard (1983) pour *Ruditapes philippinarum*. Cette espèce est considérée comme tolérante vis à vis des basses températures et faibles salinités (Cahn, 1951 ; Fang, 1980 ; Bernard, 1983). Toutefois, l'acclimatation aux variations brusques de température et de salinité est plus difficile, voir absente, lorsque les animaux se situent dans les limites de la zone fonctionnelle. Ces variations peuvent entraîner un arrêt d'activité et une fermeture des valves (Bernard, 1983). Par ailleurs, la mortalité est associée à la période d'amaigrissement hivernal et cesse au moment de la reprise de croissance. Cet amaigrissement semble être dû aux conditions trophiques défavorables, déjà signalé sur *Crassostrea gigas* à Marennes-Oléron (Héral et al., 1983), en Rade de Brest sur *Chlamys varia* par Shafee et Lucas (1982) et sur *Ruditapes philippinarum* par Beninger et Lucas (1984).

Cette dernière espèce présente quelques caractéristiques physiologiques qui peuvent expliquer l'amaigrissement hivernal : un métabolisme de routine élevé, deux fois plus que la palourde européenne *R. decussatus* (Bodoy *et al.*, 1986) et un taux de filtration présentant peu de fluctuations au cours de l'année (Deslous-Paoli *et al.*, 1987). La période de reproduction est assez tardive sous nos latitudes ; elle a lieu en automne (Goulletquer *et al.* , 1986 ; Beninger et Lucas, 1984) en Europe et au Japon (Cahn, 1951).

Cette reproduction tardive ne permet pas une reconstitution importante des réserves énergétiques au début de l'hiver comme chez *Donax vittatus* (Ansell, 1972) ou chez *Crassostrea gigas* Deslous-Paoli (1982). Or, chez les mollusques, la phase hivernale d'amaigrissement est associée à une utilisation intensive des glucides, dont le glycogène considéré comme la principale substance de réserve energétique (Giese, 1969 ; Gabbott, 1975). Cet amaigrissement hivernal peut induire une sensibilisation aux variations des facteurs externes, comme la température (Hummel, 1986) ou des perturbations physiologiques en cas de disparition des glucides (Jamieson et Rome, 1979). Simultanément, il a été observé une dégradation importante de l'épithélium digestif par autophagie (Comps, com. pers.). L'indice biochimique glycogène/P sec apparait donc comme un bon indicateur de l'état physiologique des animaux comme le soulignent Lucas et Beninger (1985). L'échantillonnage réalisé sur les populations d'estran de la Trinité sur Mer et Bourgneuf montre également une mortalité affectant les animaux amaigris et disposant de peu de glycogène. Par contre aucune mortalité hivernale n'est observée au niveau des populations élevées en claires ostréicoles. Il existe dans ce milieu une période d'amaigrissement assez brève (Goulletquer *et al.*, 1986), inquisant également une utilisatron du glycogène. Les animaux de 2 ans montrent un état d'engraissement supérieur aux palourdes élevées sur estran (404 mg/259 mg). Ainsi il semble intéressant de souligner le rôle du glycogène dans l'apparition des mortalités. Ces résultats correspondent avec les observations de Hummel (1986), sur l'évolution du taux de mortalité en fonction de la température et du taux de glycogène sur la faune benthique.

En période hivernale et post-hivernale, les conditions d'anaérobiose, occasionnées par l'émersion pendant le rythme des marées, aboutissent à de graves perturbations physiologiques sur des animaux affaiblis, disposant de peu de réserves en sucres servant à la maintenance des fonctions physiologiques). Pendant l'hiver et le jeûne, la capacité d'utilisation du glucose externe chute selon Zaba et al. (1981), compensée par une utilisation du glycogène dont la synthèse est inhibée pendant l'anoxie selon Fando et al. (1972). Il constitue la principale source énergétique dès le début de l'anaérobiose (Ebberink et Zwaan, 1980 ; Zwaan et Wijsman, 1976 ; Gäde, 1983). Dans les claires ostréicoles, en l'absence de période d'émersion, le métabolisme anaérobique n'est pas sollicité tandis que les variations des facteurs externes, température, salinité, sont tamponnés par la masse d'eau. On a ainsi constaté une absence de mortalité des palourdes en claires ostréicoles, par opposition à la mortalité de 30 % enregistrée sur la même population transférée sur estran en période défavorable. Il est également probable que les conditions trophiques dans ce milieu soient moins défavorables qu'en mer ouverte, à cette periode de l'année.

Au cours du printemps, la glycogenèse et la gamétogenèse sont considérées comme contrôlées par les mêmes régulateurs selon Gabbott (1975). Une réorientation du métabolisme des sucres vers une phase de stockage comme le signalent aux USA Perdue et al. (1978) (in Maurer, 1986) peut intervenir directement sur la mortalité de *Crassostrea gigas* . On a observé chez la palourde que l'augmentation de la teneur en glycogène de la première population étudiée intervient en mai 1985 (0,05 %/0,71 %) simultanément à l'apparition des premiers gamètes, alors que le poids sec moyen est faible (260 mg). Ces perturbations internes sont aggravées par les variations brusques des facteurs externes comme la température, qui agit elle-même sur le métabolisme (variation du rythme cardiaque) (Fang, 1980) et donc les besoins en sucres (Jamieson et Rome, 1979).

IV CONCLUSION

Les mortalités, affectant les populations de palourdes *Ruditapes philippinarum*, sont consécutives à une période d'amaigrissement hivernal, due principalement aux conditions trophiques défavorables dans les milieux. L'état physiologique des animaux les sensibilise aux fluctuations des facteurs externes de tout ordre (température, salinité, pH, émersion), importantes en hiver sur estran. Pendant cette période, la consommation d'énergie par la respiration anaérobique, le métabolisme ou la reprise de gamétogenèse, aboutit à des perturbations physiologiques provoquant les mortalités.

REMERCIEMENTS

Cette étude a pu être réalisée grâce à la collaboration des stations IFREMER de La Trinité-sur-Mer et de Bouin. L'auteur remercie Alain BODOY pour son aide à la rédaction du manuscrit et Mlle Sylvie TAILLADE pour la dactylographie.

BIBLIOGRAPHIE

Ansell A.D., 1972. Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve *Donax vittatus* (da Costa) from Kames Bay, Millport. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1972, vol. 10 : 137-150.

Beninger P. and Lucas A., 1984. Seasonal variations in condition, reproductive activity and gross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habitat : *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve).

Bernard F.R., 1983. Physiology and the mariculture of some northeastern Pacific bivalves molluscs. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 63 : 24 p.

Bligh J.G. and Dyer W.F., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J. Biochem. Physiol.*, 37 : 911-917.

Bodoy A., Riva A. et Maitre Allain Th., 1986. Comparaison de la respiration chez *Ruditapes decussatus* (L.) et *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve) en fonction de la température. *Vie et Milieu*, 1986, 36 (3) : 83-89.

Cahn A.R., 1951. Clam culture in Japan. *Fishery Leafl. Fish. Wilds. Serv. U.S. FL.*, 399 : 103 pp.

Deslous-Paoli J.M., 1982. Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. *Téthys*, 10 (4) : 365-371.

Deslous-Paoli J.M., Héral M., Goulletquer P., Boromthanarat W., Razet D., Garnier J., Prou J., Barillet L., 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Journées du GABIM, L'Houmeau, Nov. 86. *Océanis*, vol. 13, fasc. 4-5 : 575-579.

Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebecs P.A. and Smith F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.*, 28 (3) : 350-356.

Ebberink R.H.M. and Zwaan A.D., 1980. Control of glycolysis in the posterior adductor muscle of the sea mussel *Mytilus edulis*. *J. Comp. Physiol.*, 137 : 165-171.

Fando J.J.L., Garcia-Fernandez M.C. and Candela J.L.R., 1972. Glycogen metabolism in *Ostrea edulis* (L.) factors affecting glycogen synthesis. *Comp. Biochem. Physiol.*, vol. 43 B : 807-814.

Fang Y., 1982. Tidal zonation and cardiac physiology in four species of bivalves From Hong Kong. In Proceedings of the First International Marine Biological Workshop : The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China Hong Kong 1980 (eds. N.S. Morton, C.K. Tseng) pp 849-858. Hong Kong University Press Hong Kong.

Gabbott P.A., 1975. Storage cycles in Marine Bivalves mollusc : a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. In Proc. 9th Eur. Mar. Bio. Symp., Obon Scotland, ed. Barner, Aberdeen, Univ. Press : 191-211.

Gäde G., 1983. Energy metabolism of Arthropods and Mollusks during Environmental and functional Anaerobiosis. *The journal of Experimental Zoology*, 228 : 415-429.

Giese A.C., 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 7 : 175-229.

Goulletquer P., NedhiF M., Héral M., 1986. Perspectives de développement de l'élevage de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* dans le bassin ostréicole de Marennes-Oléron, Note CIEM CM 1986/F : 42 Comité de la Mariculture : 14 p.

Héral M., Deslous-Paoli J.M., Sornin J.M., 1983. Transferts énergétiques entre la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole et l'huître adulte *Crassostrea gigas*. *Océanis*, Vol. 9, Fasc. 3 : 169-194.

Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Manaud F., Truquet I., Garnier J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Résultats du Réseau National d'Observation : 1977 à 1981. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime*, 7 (2) : 259-277.

Hummel H., Meijboom A. and De Wolf L., 1986. The effects of extented periods of drainage and submersion on condition and mortality of benthic animal. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, vol. 103 : 251-266.

Jamieson D.D. and Rome P., 1979. Energy metabolism of the heart of the mollusc *Tapes watlingi*. *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 63 B : 399-405.

Leibovitz L., 1987. Abnormal mortalities apparently unrelated to known shellfish pathogenic agents. Shellfish Culture Development and Management. International Seminar in La Rochelle (France) 4-9 mars 1985, Edit. IFREMER, pp. 11-125.

Lowry O.H., Rosebrough N.I., Farrand A.L. and Randall R.J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193 : 263-275.

Lucas A. and Beninger P., 1985. The use of physiological condition indices in Marine Bivalve Aquaculture, *Aquaculture*, 44 : 187-200.

Marsh J.B. and Weinstein D.B., 1966. Simple charring method for determination of lipid. *J. Lipid. Res.*, 7 : 574-576.

Maurer D., Comps M. et His E., 1986. Caractéristiques des mortalités estivales de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon. *Haliotis*, 15 : 309-317.

Mori K., 1987. Oyster self resistance mechanisms to diseases. Shel.fish Culture Development and Management. International Seminar in La Rochelle (France) 4-9 mars 1985, ed. IFREMER, pp. 127-159.

Panache A., 1980. Les relations "Proie-Prédateur" entre le crabe vert *Carcinus maenas* et a palourde *Ruditapes philippinarum*. *Bull. mens. Off. Natn. Chasse. n° spécial, Scient. et Tech.* : 299-309.

Perdue J.A., Beattie J.H. and Chew K.K., 1981. Some relationship between gametogenetic cycle and summer mortality phenonema in the pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Washington State. *J. Shellfish Res.*, 1(1) : 9-16.

Shafee M.S., Lucas A., 1982. Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de *Chlamys varia* (L.) (Bivalvia, Pectinidae). *Oceanologica Acta*, 5 (3) : 331-337.

Schnute J. and Fournier D., 1980. A new approach to length frequency Analysis growth structure. *Journal Cand. Sci. Halieut. et Aquat.*, n° 9 : 37 p.

Strickland J.D.H. and Parsons T.R., 1972. A pratical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167 (2) : 310 p.

Walne P.R. and Mann R., 1975. Growth and Biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*, In : H. Barnes (Editor), *Proc. 9th Eur. Mar. Biol. Symp. Oban. Aberdeen University Press*, Aberdeen : 587-607.

Zaba B.N., Gabbott P.A. and Davies J.I., 1981. Seasonal changes in the utilization of ^{14}C and ^{3}H-labelled glucose in a mantle tissue slice preparation of *Mytilus edulis* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 70B : 689-695.

Zwaan A. de and Wijsman T.C.M., 1976. Anaerobic metabolism in bivalvia (Mollusca). Characteristics of anaerobic metabolism. *Comp.Biochem. Physiol.* 54 B : 313-324.

HALIOTIS, 19 (1989) : 227-236.

EVOLUTION DE QUELQUES PARAMETRES DE CROISSANCE DES HUITRES EN ELEVAGE DANS LE BASSIN D'ARCACHON DE 1950 à 1986 : PREMIERS RESULTATS.

par

Alain PARACHE

Station IFREMER, Quai du Commandant Silhouette
33120 ARCACHON

RESUME :

Une approche globale de l'évolution des performances de croissance et de survie des huitres Crassostrea angulata et Crassostrea gigas a été réalisée à partir de la reconstruction de séries historiques. Les variations linéaires et pondérales des taux d'accroissements moyens, en fonction de l'âge et de l'espece, sont analysées pour une période comprise entre 1950 et 1986. Les résultats sont discutés en fonction des données disponibles dans la litterature, relatives aux crises successives de l'ostreiculture arcachonnaise, et des biomasses en élevage.

D'une manière générale, les facteurs anthropiques ont un impact important et permettent d'expliquer dans certains cas l'augmentation des temps de croissance nécessaires pour obtenir une huître commercialisable. Les effets d'une surcharge, à l'échelle de l'ensemble du bassin d'Arcachon, n'apparaissent pas toujours de façon évidente.

MOTS CLES : Crassostrea angulata, Crassostrea gigas, paramètres de croissance, mortalité, bassin d'Arcachon

ABSTRACT : GROWTH PERFORMANCE OF OYSTER CRASSOSTREA ANGULATA AND CRASSOSTREA GIGAS REARER IN ARCACHON BAY BETWEEN 1950 AND 1986 : FIRST RESULTS.

A comparative study of oyster growth and mortality was performed by analysing historic series in the bay of Arcachon. Clear annual changes were observed in growth length and weight according to age and species, between 1950 and 1986. The highest instantaneous growth rates were noticed for Crassostrea gigas.

Relationships between growth and mortality performances, historic events of oysters culture in the Bay and total biomass are discussed from authors'works.

Decreases in the growth and mortality were be related to anthropogenic factors. Periods with higher levels of biomass in the Bay partialy explain the lack of growth.

KEY WORDS : Crassostrea angulata, Crassostrea gigas, growth parameter, mortality, Arcachon bay

INTRODUCTION

Source traditionnelle de richesse, l'ostreiculture arcachonnaise remonte à plus d'un siècle. La première concession fut accordée en 1849. Dès la fin du XIXième siècle, il y avait 4410 concessions qui couvraient

4750 Ha. A ce moment là, 2 espèces se trouvaient en concurrence: l'huître plate indigène (Ostrea edulis), et l huître creuse (Crassostrea angulata) en provenance du Portugal, importée des 1857 pour répondre à une consommation accrue et une production décroissante de l'espèce indigène.

La "plate", très prisée, fut touchée par une maladie et disparut presque complètement en 1920. La "portugaise" prit la place libre et en 1964 représentait plus des 9/10ième de la production du bassin d'Arcachon (soit environ 12 000 tonnes, DELTREIL, comm. pers.), avec une variabilité importante du tonnage du fait de l'irrégularité de la reproduction. Durant la période 1960-1970, la production d'huîtres creuses va progressivement décliner (maladie des branchies) jusqu'à l'épizootie de 1970-71 qui décime tout le stock. Pour pallier cette disparition, on importa l'huître japonaise (C. gigas) et en 1973, les tonnages atteignaient 18 000 t.

Mais, au cours des années suivantes, l'ostréiculture archonnaise traversait encore de nombreuses crises; en particulier, pendant 5 années successives, de 1977 à 1981, le recrutement de C. gigas a été nul; la présence de certains composés organo-stanniques dans les peintures anti-fouling et leur influence sur la survie larvaire des huîtres étaient montrées par HIS et al, (1983). Cette crise (1977-1981) a conduit à la disparition temporaire de la moitié des exploitation. Outre ce déséquilibre du milieu induit par l'homme, des mortalités estivales affectant principalement les huîtres âgées d'1 an se manifestaient, surtout de 1981 à 1983, attribuées à un déficit énergetique des jeunes mollusques, en relation avec la température et les facteurs trophiques (MAURER et al, 1986). Des conditions climatiques particulières causaient également des dégats notables, en 1984 avec le passage du cyclone "HORTENSE" en octobre, en 1985 avec le gel intense de l'hiver.

L'ostréiculture arcachonnaise, activité dynamique et secteur socio-économique important, est donc confrontée depuis une vingtaine d'années à des difficultés qui tendent à menacer son existence et sa compétitivité. Dans les bassins d'élevage traditionnels, les rendements baissent, la production stagne traduisant un déséquilibre entre les biomasses en élevage et la capacité biotique des bassins (BONNET et TROADEC, 1985). Ainsi, dans le bassin de Marennes-Oléron, lorsque la biomasse augmente, les mortalités courantes passent de 20 à 70 % et simultanément la durée du cycle de production d'une huître de 70 g de 2 ans à 4 ans (ANONYME, 1986). Les connaissances actuelles ne permettent pas encore de définir pour les différents bassins les charges optimales.

Dans cette perspective d'amenagement des cheptels et d'optimisation de la production, une approche globale, basée sur l'évolution des performances de croissance des populations cultivées dans le bassin d'Arcachon, a été réalisée, à partir de la reconstruction de séries historiques et des travaux disponibles dans la litterature.

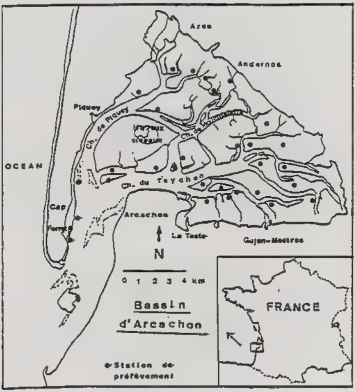
MATERIEL ET METHODES

L'étude historique de la croissance de l'huître a été réalisée à partir de l'analyse des archives du laboratoire, de celles des Affaires Maritimes et de la bibliographie disponible.

Rappelons que, dans le bassin d'Arcachon, l'ostréiculture est pratiquée d'une façon traditionnelle et artisanale. Le captage est effectué principalement sur tuiles chaulées et le détroquage est manuel (sauf pour les tubes plastiques). L'élevage à plat (huîtres travaillées à la fourche) est dominant; l'élevage en surélevé (poches ostréophiles) s'observent surtout dans les zones continentales du bassin. Par rapport aux centres importants comme la Bretagne ou Marennes-Oléron, le bassin d'Arcachon est

[illegible] un centre producteur de naissain.

Figure 1 : Situation géographique et localisation des stations échantillonnées entre 1950 et 1986.



Les contrôles de la croissance et de l'engraissement des huîtres, effectués régulièrement sur un échantillon de 50 individus, suivant un rythme mensuel, bi- à trimestriel, dans plusieurs secteurs du bassin (Fig. 1), ont permis d'établir les données suivantes: longueur et poids, mortalité, indice de condition de Medcoff-Needler (poids chair sèche x 1000 / volume intervalvaire). A partir de ces résultats bruts, une moyenne statistique mensuelle, bi- ou trimestrielle a été calculée en tenant compte de l'année de fixation (âge des huîtres), de l'origine des huîtres (Arcachon, Gironde,...), du site expérimental (situation dans le bassin), du mode d'élevage (à plat, en surélevé,...) et de l'espèce.

Il faut préciser que la périodicité de l'échantillonnage a variée. D'autre part, les résultats présentés ici concernent un regroupement de données à l'échelle de l'ensemble du bassin d'Arcachon, et ne tiennent pas compte de l'origine des huîtres, des sites expérimentaux, ou du mode d'élevage (dans 80% des cas, il s'agit de poches). Une étude complémentaire est en cours, subdivisant le bassin en 3 ou 4 zones en fonction de l'évolution spatio-temporelle des élevages, primitivement concentrés dans les "hauts" du bassin. Depuis quelques années, les ostréiculteurs exploitent principalement les concessions situées à l'entrée et au centre du bassin.

RESULTATS

Le regroupement des données permet de caractériser la croissance en poids total, en longueur et le taux de survie d'une huître, dans le bassin d'Arcachon, en fonction des années sur la période historique comprise en-

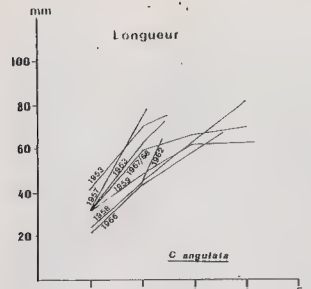


Figure 2a.

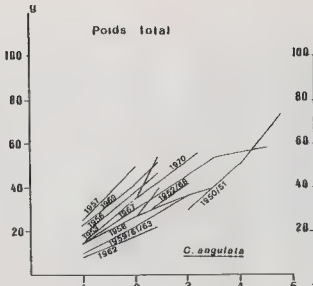


Figure 2b.

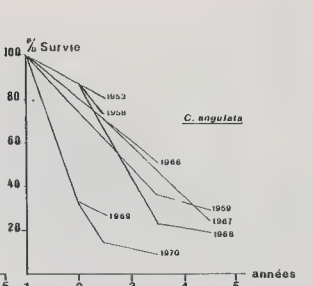
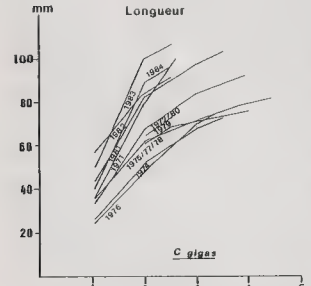
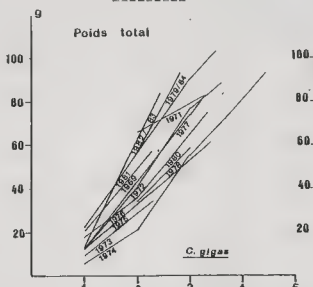


Figure 2c.





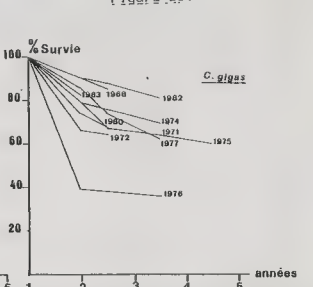


Figure 2c.

Figure 2 : Evolution des performances de croissance des huitres dans le bassin d'Arcachon entre 1950 et 1986.

tre 1950 et 1986 (Fig. 2).

Globalement, on constate une modification des performances de croissance et de survie en fonction des années et des espèces.

Pour ce qui est du poids total (Fig. 2a), on remarque essentiellement :

- des différences selon les espèces, figurées par des pentes évolutives différentes; mais, leur significativité n'a pas été testée en raison du regroupement des données.
- une variabilité en fonction des années pour une même espèce. Chez C. angulata, on note une diminution des temps de croissance entre 1950 et 1957, suivie d'un allongement entre 1957 et 1962-63, puis une augmentation des performances à partir de 1964. Après l'épizootie qui décima le stock des "portugaises" en 1970-71, l'introduction de C. gigas va permettre de relancer la production (Fig. 2a) : les premières années, l'huître dépasse 60 g après 2 ans d'élevage; en 1974 (fixation 1972), il faut 2,5 ans et 3 ans en 1976 (fix.74). On remarquera parallèlement que le poids commercialisé dont la valeur est ajustée en fonction du stock commercialisable diminue; ce poids augmente à nouveau nettement en 1974 avec la culture de l'huître japonaise. Par la suite, on observe des bonnes et mauvaises périodes de croissance : les performances ne diminuent pas progressivement avec les années mais montrent des fluctuations sensibles.

En ce qui concerne la longueur, on retrouve les mêmes différences entre les 2 espèces, mais de façon moins marquées. Toutefois les erreurs relatives à la mesure, en particulier les cassures des pousses (manipulations, mauvaises saisons), limitent les interprétations. Globalement, les évolutions sont calquées sur celles des poids.

Le taux de survie diminue de façon sensible avec les années en même temps que s'allongent les temps de croissance. Chez C.angulata, la catastrophe liée à l'épizootie (autour de 1970) est nettement visible, tandis que l'introduction de C. gigas relance la production (de 1968 à 72). On notera en particulier une mortalité élevée dans les années 77.

On a représenté l'évolution de ces taux en fonction des années de fixation (Fig. 3). Ceci permet de mettre en parallèle l'évolution historique des paramètres de croissance et de survie pour des huîtres de 2 et 3 ans. On observe une diminution des performances de croissance et du taux de survie de l'espèce portugaise dès la fin des années 50, suivie d'une reprise des taux à partir de 1964. Mais, entre 1969 et 1973, C. gigas présente une croissance pondérale deux fois plus importante que celle de C. angulata. Durant les années suivantes (1975-81) on note encore une grande variabilité des évolutions en poids et du taux de survie. En particulier, la mortalité est élevée en 1974, et très importante en 1976, tandis que la baisse du poids est nette en 1976, en 1980 et en 1982. On remarquera parallèlement l'absence de captage en 1972 et de 1976 à 1981. Le captage est bon quand le nombre de naissains captés par tuile est très supérieur à 200 (noté par le signe +); il est médiocre quand ce nombre est très inférieur (noté -). Malgré une reprise des performances à partir de 1980 (année de fixation), une chute est à nouveau observée en 1986.

L'analyse des fluctuations temporelles de l'indice de condition moyen d'une huître âgée de 2 à 3 ans, au printemps et en hiver fait apparaître plusieurs points marquants (Fig. 4).

On note en particulier une évolution inverse des valeurs du poids total et de l'indice d'engraissement au début des années 60. Cette évolution devient similaire à partir des années 70: les variations printanières sont plus complexes. Globalement, pour chaque espèce, on observe une alternance de périodes d'environ 5 années favorables et défavorables; les variations d'amplitude de l'indice de condition, comparables d'une espèce à l'autre, sont plus importantes en conditions hivernales. Les indices les plus élevés sont supérieurs à 100, en 1971-72 (hiver), et en 1980-81

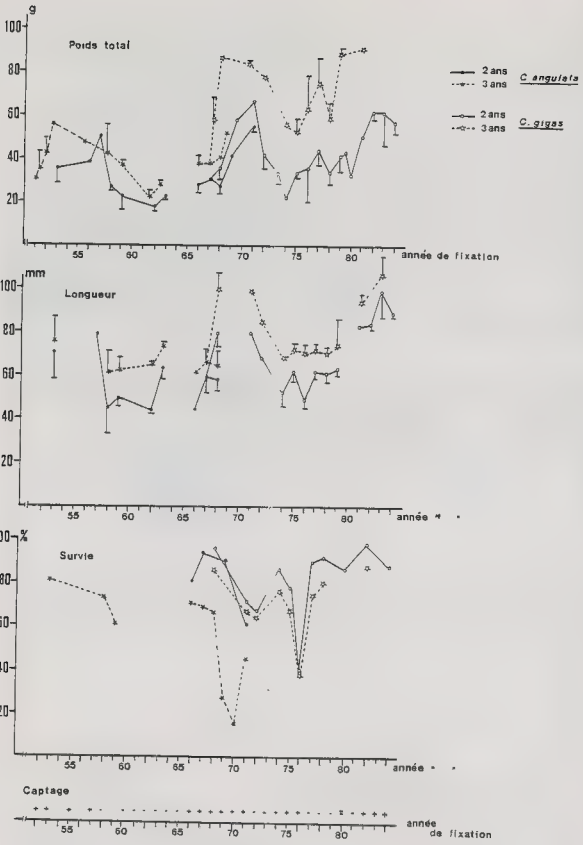


Figure 3 : Evolution annuelle du poids total d'une huître, de sa longueur et du taux de survie après la première année d'élevage (en abcisse, l'année de fixation du naissain).

(printemps).

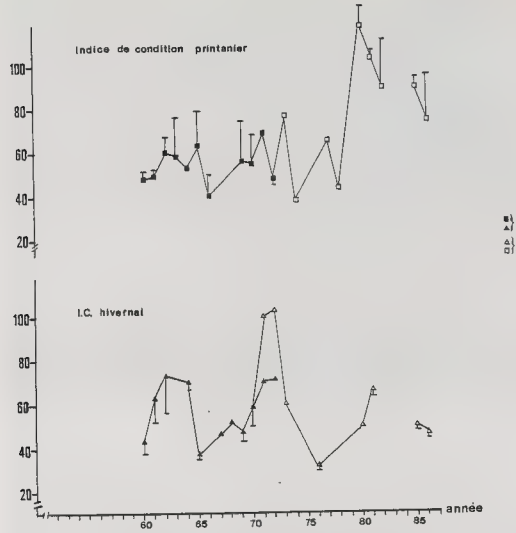


Figure 4 : Evolution des indices de condition (poids chair sèche x 100 / volume intervalvaire) printanier et hivernal de C. angulata (—▲—,—■—) et C. gigas (—△—,—□—), pour une huître d'âge moyen 2.5 ans.

DISCUSSION

Des incertitudes affectent cette reconstitution historique de la dynamique des populations d'huîtres cultivées dans le bassin d'Arcachon (multiplicité des sites expérimentaux, pas d'échantillonnage variable, absence de mesure certaines années, regroupement des données). Mais, la comparaison globale des évolutions montre que les variations des performances de croissance et de survie des huîtres permettent de saisir certains grands évènements qui ont marqué l'activité ostréicole du bassin d'Arcachon, confirmant certaines hypothèses émises par des auteurs. En effet, en consultant les travaux des chercheurs, les archives du laboratoire et en les comparant, chronologiquement, aux résultats de l'analyse des séries historiques, plusieurs faits marquants apparaissent.

Après la chute progressive du poids des huîtres de 3 ans, dès la fin des années 50, plus tardive chez les jeunes, et, parallèlement, une diminution sensible du taux de survie, on assiste à partir des années 1966/67 à un redémarrage de la croissance tandis que le captage redevient abondant (Fig. 3). Comme le soulignent HIS et ROBERT (1988), à partir de 1966, "l'usine de pâte à papier détournait les éléments les plus toxiques de ses effluents" très fortement chargées en matières organiques (ALZIEU, 1970) vers des champs d'épandage. Les effets nocifs des eaux résiduaires issues de la "Cellulose du pin" étaient mis en évidence sur les oeufs et les embryons par WOELKE en 1967 , tandis que WALTER et CHIPMAN montraient que ces effluents, même fortement dilués, diminuaient le taux de pompage des huîtres (in ALZIEU). On remarquera durant cette période une évolution inverse du poids et de l'indice de condition (Fig. 3 et 4). A noter également que, à cette époque, les élevages étaient principalement concentrés dans les "hauts" du bassin.

A partir de 1967, la diminution du taux de survie coïncide avec l'apparition de la "maladie des branchies" qui affecte l'ensemble de la baie et toutes les catégories d'huîtres (MARTEIL, 1969). Elle est à l'origine, en 1968, d'une mortalité excessive, d'un engraissement et d'une croissance irrégulières (DELTREIL, 1969), visibles sur les figures 3 et 4. Elle précède la maladie virale des années 1970-71 qui anéantira le cheptel d'huître portugaise (Fig. 3). Pourtant, malgré un métabolisme plus actif et une assimilation d'énergie nettement supérieure chez l'huître japonaise (Fig. 4), l'expérimentation montre qu'entre 1970 et 1973, les conditions de milieu sont très favorables à la croissance des deux espèces (Fig. 3), certainement en relation avec l'effondrement des stocks (Fig. 5). A ce propos on notera, pour Crassostrea angulata, une évolution sensiblement comparable entre le poids total et les stocks en place. On peut penser à un affaiblissement des élevages, qui les sensibiliserait à l'agression des agents pathogènes (MICHEL, 1985), peut-être lié à une surcharge de certains des secteurs exploités. Autour de 1957, le stock dépasse les 55000 tonnes, les exploitations sont principalement concentrés dans les "hauts" du bassin.

Avec Crassostrea gigas, l'influence du stock est plus net : la chute du poids moyen entre 1971-72 et 1976-77 fait suite à l'augmentation rapide des stocks. Mais par la suite ces derniers vont s'effondrer, avec un minimum autour de 1980-81, tandis que parallèlement et jusqu'en 1977-78 le poids diminue de même que le taux de survie. HIS (1977), puis HIS et al. (1978), montrent que l'explosion du copepode parasite Mytilicola orientalis en 1977-78, à l'origine d'une dégradation importante du tube digestif des huîtres, induit un amaigrissement des sujets atteints, tandis que la mortalité est très forte en 1978 (chute nette de l'indice de condition, diminution du poids et mortalité importante surtout en 1977-78).

L'effondrement du stock observé par la suite, et le minimum constaté autour de 1980-81, est à mettre en relation avec l'absence de captage entre 1976 et 1981 (Fig. 3). HIS et ROBERT (1988) montrent que l'interdiction des peintures antisalissures à base d'organostannique, et l'arrêt de l'utilisation des sels cuivriques par les ostréiculteurs, ont coïncidé avec un retour du captage dans le bassin d'Arcachon à partir de 1982. Il est probable que les variations annuelles du poids (défauts d'engraissement), observées entre 1976 et 1981, difficilement interprétables par la seule évolution du stock, sont en relation avec une perturbation du régime trophique des véligères dans les premiers jours de leur vie pélagique (HIS et ROBERT, 1981), certains sels d'étain exerçant une action défavorable sur les "algues fourrages" (HIS et al., 1986; HIS et ROBERT, 1987). Par contre, la reprise de croissance au début des années 1980, puis la légère chute en 1986, semblent plus directement liées, respectivement, aux faibles biomasses en place puis à l'augmentation rapide du stock.

Quelle que soit l'espèce biologique considérée, la production du bassin d'Arcachon a connu au fil du temps de profondes modifications. Par rapport aux résultats obtenus dans le bassin de Marennes-Oléron (ANONYME,

1986), les effets d'une surcharge, à l'échelle considérée (ensemble du bassin), n'apparaissent pas toujours de façon évidente. D'une manière générale, les facteurs anthropiques ont un impact important. Dès 1969 LOOSANOFF expliquait le déclin de l'ostréiculture aux Etats-Unis par la dégradation générale des conditions de milieu. Par son caractère semi-fermé, le bassin d'Arcachon constitue une véritable écloserie naturelle mais présente de fait une sensibilité particulière, notamment aux altérogènes qui s'évacuent mal vers l'ocean (HIS et ROBERT, 1987) .

Ces défauts de croissance et d'engraissement découlent parfois de conditions climatiques particulières (LE DANTEC, 1967), naturelles mais anormales. Mais, les perturbations du milieu naturel sont d'origine multiples. Ainsi, l'incidence des facteurs hydrobiologiques sur la croissance des mollusques est mise en évidence par de nombreux auteurs (revue in PARACHE, 1988). C'est pourquoi une analyse des séries statistiques disponibles a été effectuée conjointement. Les résultats, dont l'exploitation est en cours, permettront peut-être d'expliquer les variations des taux de croissance et de survie observées certaines années et qui n'apparaissent pas directement liées à la biomasse en élevage.

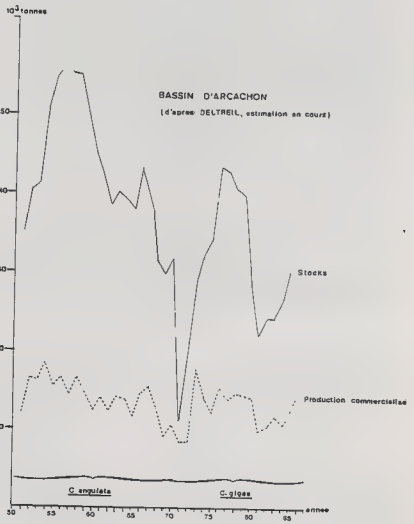


Figure 5 : Evolution des productions commercialisées et des biomasses en culture au cours de la période considérée.

REFERENCES

ALZIEU, C., 1970. Nocivité des effluents de papèterie en milieu marin. Leur dégradation spontanée. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 34(3): 327-341.

ANONYME, 1986. Evolution et état du cheptel ostréicole dans le bassin de Marennes-Oléron : intérêt d'une régulation. Rapport interne, IFREMER La Tremblade, DRV 86-06-AQ/TREM, 35p.

BONNET, M., et TROADEC, J.P., 1985. La conchyliculture en France : importance économique, aléas et contraintes, axes de recherche prioritaires. Séminaire International sur le développement et l'aménagement de la conchyliculture, La Rochelle (France), Mars 1985.

BOMPAYRE, J.P., 1955. Arcachon et l'ostréiculture. La Pêche Maritime, 15 décembre 1955 : 670-689.

CHATEAU, D., 1982. 25 années d'histoire rétrospective de la conchyliculture française. Journ. conch., Paris, 27 mai 1982 : 11-25.

DELTREIL, J.P., 1969. Remarques sur la croissance en élevage suspendu de Crassostrea angulata LMK affectée par la maladie des branchies dans le bassin d'Arcachon. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 33(2): 176-180.

DUMONT, P., 1986. Analyse de l'ostréiculture (marché, production, utilisation du littoral). Rapport INRA, Economie et Sociologie rurales, Rennes.

HERAL, M., 1986. L'ostréiculture française traditionnelle. Aquaculture edit. C. BARNABE, Libr. Lavoisier Paris : 345-390.

HIS, E., 1977. Observations relatives à l'infestation de Crassostrea gigas Thunberg par le copépode parasite Mytilicola orientalis Mori dans le bassin d'Arcachon. C.I.E.M. 1977. K/33.

HIS, E., 1978. Mytilicola orientalis Mori : son action sur les huîtres du bassin d'Arcachon au cours de l'été et de l'automne 1977. C.I.E.M. - C.M.1978 K/14.

HIS, E., MAURER, D. et ROBERT, R., 1986. Observations complémentaires sur les causes possibles des anomalies de la reproduction de Crassostrea gigas dans le bassin d'Arcachon. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 48(1-2) :45-54, 1984 (1986).

HIS, E. et ROBERT, R., 1987. Comparative effects of two antifouling paints on the oyster Crassostrea gigas. Mar. Biol., 95 : 83-86.

HIS, E. et ROBERT, R., 1988. Impact des facteurs anthropiques sur le recrutement de l'huître. L'exemple du bassin d'Arcachon. Océanis (sous-presse).

HIS, E., TIGE, G. et RABOUIN, M.A., 1978. Mytilicola orientalis Mori : son action sur les huîtres du bassin d'Arcachon au cours de l'été et de l'automne 1977. Cons. Intern. Explor. Mer, C.M., 1978/K : 14.

LE DANTEC, J., 1967. Ecologie et reproduction de l'huître portugaise Crassostrea angulata dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. Thèse Doctorat Sciences, Fac. Sc. Bordeaux, vol. 1 & 2, n°51.

MARTEIL, L., 1969. La maladie des branchies des huîtres portugaises des côtes françaises de l'atlantique. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 33(2), p.145-150.

MAURER, D., COMPS, M. et HIS, E., 1986. Caractéristiques des mortalités estivales de l'huître Crassostrea gigas dans le bassin d'Arcachon. Haliotis, 15 :309-317.

MICHEL, A., 1986. Etat de l'aquaculture marine en France : problèmes et contraintes, axes de recherche. Coll. franco-Océanogr., Marseille 16-21 Sept., 8 : 5-22.

PARACHE, A., 1988. Influence des variations in situ des conditions de milieu sur la croissance des moules (E.D.F. Martigues-Ponteau, Méditerranée Nord-Occidentale). J. Rech. Océanogr. (sous-presse).

THOULET, J., 1894. Notes d'océanographie relatives au bassin d'Arcachon. Bulletin des Pêches maritimes, janv. 1894.

WOELKE, C.E., 1967. Measurement of water quality with the Pacific oyster embryo bioassay. Water quality Criteria, Am. Soc. Testing Mats, 416 : 112-120.

HALIOTIS, 19 (1989) : 237-249.

LA PRODISSOCONQUE DE *PECTEN MAXIMUS* : UN INDICATEUR DE L'AGE ET DE LA CROISSANCE LARVAIRE

par

Michel SALAUN, Marcel LE PENNEC, Yves-Marie PAULET

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 29287 BREST CEDEX.

ABSTRACT : USE OF PRODISSOCONCHS OF *PECTEN MAXIMUS* FOR AGE AND LARVAL GROWTH ESTIMATION.

Morphological characters were researched on prodissoconchs of larvae reared in the laboratory in order to get age and larval growth estimation. Results obtained reveal that different characters can be considered. The use of several of them is of the most interest to make a valiable estimation.

Morphogenesis of the hinge is one of the best characters, but it is mainly used during the first week of pelagic life.

Growth lines which are regularly deposited on the prodissoconch of a great number of bivalve species cannot be used in *P. maximus*, due to the acyclic rythm, but they give indications of growth perturbations by endogenous and exogenous factors.

Convexity of larval shell can also be used as growth estimator.

These tecnics applied to veligers in the wild, allow to better understand growth fluctuations and are of good interest for the problematic of recruitment of *P. maximus* in St Brieuc bay.

RESUME :

L'observation au microscope électronique à balayage des prodissoconques de larves élevées au laboratoire a permis de mettre en évidence plusieurs caractères morphologiques nous renseignant sur leur âge ou leur vitesse de croissance.

La morphogénèse de la charnière reste un bon caractère, mais surtout utilisable lors de la première semaine de la vie pélagique.

Les stries d'arrêt de croissance qui se forment régulièrement sur les prodissoconques de plusieurs espèces de bivalves ont chez *P. maximus* un caractère acyclique et ne peuvent donc pas servir d'indicateur de croissance journalière. En revanche, elles peuvent renseigner sur les perturbations de la croissance dues à des facteurs exogènes ou endogènes.

La convexité des coquilles larvaires est un des meilleurs éléments indiquant, selon son intensité, une anomalie plus ou moins forte de la croissance larvaire.

Ces techniques, appliquées aux larves du milieu naturel, permettent de mieux considérer les différentes cohortes et se révèlent être des outils indispensables dans la problématique du déterminisme du recrutement de *P. maximus* en baie de St Brieuc.

MOTS CLES : Prodissoconque, *Pecten maximus*, élevage expérimental, ultrastructure, ageâge, croissance.

KEY WORDS : Prodissoconch, *Pecten maximus*, experimental rearing, ultrastructure, ageage, growth.

INTRODUCTION

La coquille St Jacques *P. maximus* est, en Europe occidentale, le Pectinidae le plus apprécié des consommateurs. Formant des bancs naturels de densité et d'étendue variables, cette espèce se rencontre le long du littoral atlantique, de la Norvège à l'Espagne, et aussi en Méditerranée (Tebble, 1966).

Depuis une vingtaine d'années elle est l'objet d'une pêche intensive qui, parfois conjuguée à des accidents climatiques, a provoqué la rupture de l'équilibre de nombreux

bancs naturels. Aussi, malgré une gestion rigoureuse des populations soumises à exploitation, les rendements continuent de baisser régulièrement au fil des ans (Dao, 1985).

En France, en raison de l'incidence économique de la diminution de la densité des bancs naturels, les scientifiques proposent un plan de sauvegarde et de relance devant permettre la restauration à court terme, puis l'expansion, des populations les plus menacées comme celles de la rade de Brest et de la baie de St Brieuc. L'un des objectifs principaux de ce plan est la fourniture, chaque année, par les écloseries, d'un nombre élevé de naissains (Buestel et al., 1982). Dans l'immédiat, afin de mieux connaître la dynamique de ces populations, un vaste programme d'études (le Programme National sur le Déterminisme du Recrutement), destiné à mieux quantifier le recrutement annuel et ses variations temporelles, a été mis en oeuvre (Boucher, 1985). Cependant, les réponses à ce programme ne viendront que par étapes, au fur et à mesure de la progression de nos connaissances sur les principales caractéristiques de cette espèce comme le cycle gamétogénétique, le taux de fécondité, les stades larvaires et postlarvaires.

Grâce aux élevages expérimentaux, la morphogenèse de la prodissoconque et de la dissoconque de *P. maximus* a pu être étudiée et des éléments de discrimination spécifique ont été mis en évidence (Le Pennec, 1978). Ils permettent la reconnaissance des larves planctoniques et des jeunes individus benthiques, de cette espèce, en provenance du milieu naturel. Cependant, un problème majeur demeure : la détermination de l'âge des véligères collectées dans le plancton. La durée de la phase pélagique est en effet variable, d'une quinzaine de jours à quelques semaines, en fonction de l'action de facteurs endogènes ou exogènes et dans ces conditions, il est très difficile d'attribuer l'appartenance des larves à une cohorte précise en se basant uniquement sur leur taille. Aussi, pour résoudre cette question, nous avons recherché si des éléments de la coquille comme la striation et la charnière pouvaient être utilisés. D'autre part, étant donné le faible recrutement de cette espèce, on peut penser que l'une des causes principales est à rechercher dans les larves. Pour franchir le cap difficile de la métamorphose, il faut, en effet, que les véligères soient en bonne santé. Puisque la coquille enregistre les perturbations agissant sur les larves, nous avons tenté de mettre en relation les anomalies de la prodissoconque et un développement larvaire déficient.

MATERIEL ET METHODES

Les élevages ont été réalisés à l'écloserie-nurserie d'Argenton selon le protocole décrit par Buestel et al. (1982). Des géniteurs originaires de la rade de Brest ont été conditionnés avant d'être stimulés thermiquement. Après émissions des gamètes et fécondation, les larves obtenues sont élevées en bécher de 2 l. Deux élevages 1 et 2 ont été réalisés. Des géniteurs matures, récoltés en baie de St Brieuc et maintenus un mois dans une eau thermostatée à 14 ± 1°C, sont à l'origine de l'élevage 3. Ce dernier a été effectué en bac de 150 l.

Pendant toute la durée des élevages, afin de ne pas éliminer les larves à croissance faible, des tamis à 45 µm de vide de maille sont utilisés. L'alimentation des larves est constituée par deux phytoflagellés : *Pavlova lutheri* et *Isochrysis aff. galbana* (clone Tiso), chacune à la concentration de 40 cellules/µl et une diatomée *Thalassiosira pseudonana* à raison de 10 cellules/µl (Cochard & Gérard, 1987). Lors des expériences de jeûne,

les larves sont élevées dans une eau filtrée à 0,22 µm et l'état de vacuité des véligères est contrôlé au microscope à épifluorescence selon la méthode décrite par Babinchak et Ukeles (1979) et Le Pennec et Rangel (1984). Ces expériences ont été menées à partir de l'élevage 1 en cinq lots :

- lot 1, témoin, régulièrement alimenté,
- lot 2, nourri à partir du 5ème jour après fécondation,
- lot 3, nourri à partir du 7ème jour après fécondation,
- lot 4, nourri à partir du 9ème jour après fécondation,
- lot 5, aucune nourriture.

Des prélèvements de larves sont effectués régulièrement au cours des élevages. Les véligères, baignant dans un fond d'eau de mer, sont déposées au congélateur. Cette méthode de conservation a l'avantage de maintenir les coquilles entrouvertes, ce qui facilite leur traitement (Le Pennec, 1978) avant l'observation au microscope électronique à balayage.

Les valves des prodissoconques sont disposées à plat sur les plots pour l'étude de la charnière et des stries. L'évolution de la charnière larvaire et l'analyse des stries ont été étudiées sur un minimum de 20 prodissoconques. L'étude du profil des deux valves se fait à partir de coquilles larvaires dipposées de manière à ce que la charnière soit perpendiculaire au plan d'observation

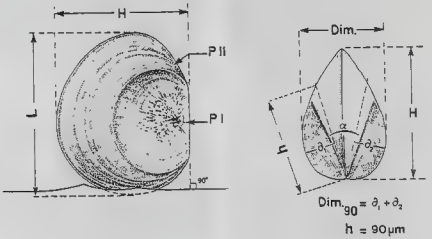


Figure 1 : Position de la prodissoconque sur son support pour l'analyse du profil des deux valves.
H : hauteur - L : longueur - Dim : dimension intervalvaire maximale - Dim_{90} : dimension à la hauteur de 90 µm - P. I : prodissconque I - P. II : prodissoconque II - α : angle séparant les deux valves de la prodissoconque I.

.Calcul de la Dim_{90} :

La distance intervalvaire maximale (Dim) est la mensuration utilisée pour exprimer la convexité des coquilles.

A tout moment de la croissance, il est possible de retrouver, pour une hauteur donnée de la prodissoconque, la distance intervalvaire maximale correspondante. Afin d'apprécier la courbure de la prodissoconque dès les premiers jours de la vie larvaire, nous avons

calculé la Dim. pour une hauteur de la coquille égale à 90 µm. Cette mesure choisie arbitrairement est légèrement supérieure à la hauteur maximale de la prodissoconque I (larve de deux jours).

Le calcul de la Dim_{90} se fait à partir de photographies prises au microscope électronique à balayage. Pour obtenir cette valeur, il faut tracer sur chacune des valves une droite reliant la charnière (C) à un point distant de 90 µm sur le bord de la prodissoconque (a_1, a_2) et mesurer ensuite les deux distances maximales perpendiculaires à ces droites (d_1, d_2). La somme $d_1 + d_2$ correspond à la Dim_{90} (fig. 1).

RESULTATS

1. Âge de la larve par l'analyse de la charnière

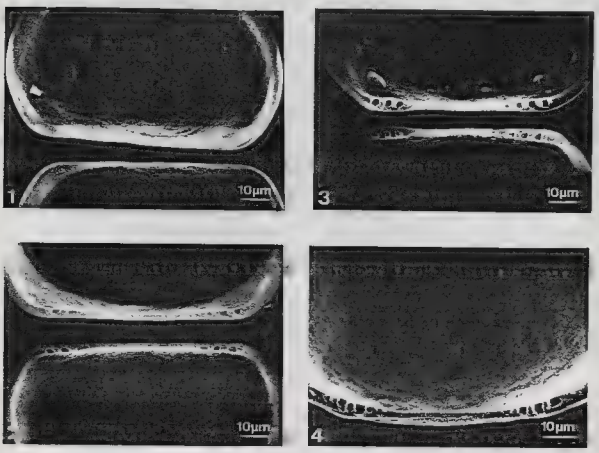


Figure 2 : Morphogénèse de la charnière chez la larve de *Pecten maximus*.

1 - Larve de 2 jours
2 - larve de 4 jours — Elevage 1 - Lot 5
3 - Larve de 10 jours
4 - Larve de 18 jours — Elevage 1 - Lot 2

Les denticules qui constituent la charnière larvaire se différencient en même temps que la prodissoconque II s'élabore. Cependant, dès le 6ème jour environ après la fécondation, cette différenciation est achevée.

Ce n'est donc qu'au cours de la première semaine de vie larvaire que l'épaisseur du plateau cardinal primitif peut être utilisé comme caractère d'ageâge.

Au 2ème jour, la charnière larvaire est dépourvue de denticules (fig. 2.1). Le plateau cardinal qui se développe sur le bord dorsal des valves, du côté interne, n'est alors qu'un fin liseré présentant un relief émoussé et irrégulier.

Au 4ème jour, les denticules sont déjà bien formés. Ils sont répartis symétriquement aux deux extrémités du plateau cardinal (fig. 2.2).

Au 6ème jour, les denticules se présentent sous la forme de petits rectangles disposés perpendiculairement au plateau cardinal et séparés entre eux par des fossettes. Au nombre de 12, disposés symétriquement en lots de 3 aux extrémités du plateau cardinal, ils assurent un engrenage solide des deux valves de la prodissoconque.

Au-delà du 6ème jour et jusqu'à la métamorphose, l'évolution de la charnière se traduit par un renforcement des structures (fig. 2.3, 2.4). Cependant, ces développements sont de trop faible amplitude pour être reliés à un âge précis.

Les larves issues de géniteurs, ayant séjourné un mois dans une eau de mer thermostatée à 14 ± 1°C, ont pour 59 % d'entre elles des charnières présentant des malformations. Les denticules sont mal individualisés et les fossettes, parfois absentes, ne sont pas creusées régulièrement (fig. 3).

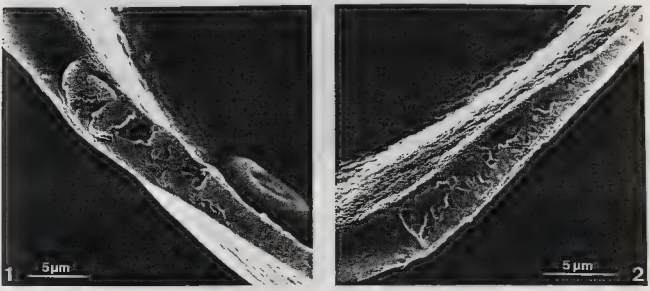


Figure 3 : Charnières anormales (détail) chez des larves de 16 jours (élevage 3) issues de géniteurs ayant séjourné 1 mois dans une eau thermostatée à 14 ± 1°C.

1 - Denticules mal individualisés (L = 157 µm).

2 - Fossettes absentes (L = 117 µm).

2. Ornementation des prodissoconques

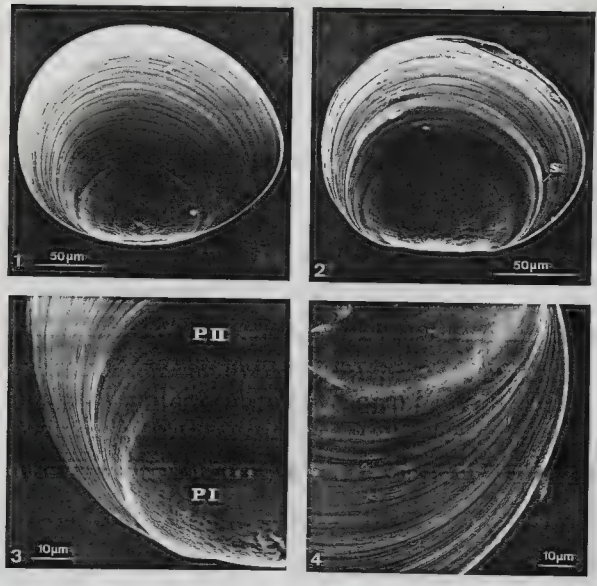


Figure 4 : Ornementation des prodissoconques. Analyses des stries à la surface de la coquille larvaire.

1 - Larve de 21 jours (élevage 1 - lot 2), valve gauche.

2 - Larve de 21 jours (élevage 1 - lot 4), valve gauche.
s : strie d'arrêt de croissance.

3, 4 - Larve de 21 jours (élevage 1 - lot 3), détail des stries.

Les stries qui ornent la surface des prodissoconques sont plus ou moins prononcées, parfois discontinues et écartées irrégulièrement les unes des autres (fig. 4). Observées au microscope optique ou électronique, leur dénombrement est souvent difficile, voire impossible. Nous avons cependant constaté que leur nombre est variable chez des larves de même âge, mais ayant des tailles différentes.

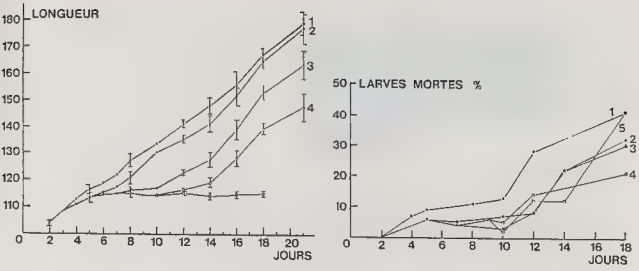


Figure 5 : La croissance et la survie dans les cinq lots de l'élevage 1.

En cas de jeûne prolongé, un arrêt de croissance, qui se traduit par un anneau sombre, affecte la coquille larvaire. Ainsi, dans l'élevage 1, 94 % des prodissoconques du lot 4 possèdent un anneau d'arrêt de croissance tandis que la même anomalie se retouve dans 44 % du lot 3 et que les coquilles des lots 1 et 2 en sont totalement dépourvues (fig. 5).

Dans certains cas, un jeûne prolongé provoque de sérieuses perturbations de la coquille larvaire (fig. 4.2).

3. Evolution de la distance intervalvaire maximale au cours de la croissance larvaire

Dans tous les élevages expérimentaux, on observe au cours du temps une hétérogénéité de plus en plus grande dans la distribution des tailles des larves. Placées dans des conditions identiques (température, salinité, nourriture...), certaines larves présentent une croissance faible par rapport à leurs congénères, d'où les termes de "queues de lot" (par opposition aux "têtes de lot") utilisés en écloserie pour les désigner. Leur coquille, de faible hauteur, présente un aspect globuleux. L'umbo est prononcé. Les observations au microscope électronique à balyage montrent que la courbure des valves est élevée et donc que la distance intervalvaire maximale est supérieure à celle qui est mesurée chez des larves ayant une croissance régulière.

Cette anomalie de croissance, qui se traduit par une forme bombée de la prodissoconque, prend naissance dès le premier jour de vie larvaire, lors de la formation de la première coquille et se maintient au cours du temps (fig. 6).

Des mesures effectuées au 16ème jour d'élevage montrent qu'il existe une relation entre la distance intervalvaire maximale, correspondant à la hauteur de 90 µm, et la croissance des véligères (fig. 7). La hauteur de 90 µm est atteinte entre le 3ème et le 4ème jour d'élevage. Le maintien des géniteurs au froid, avant la ponte, induit la formation de larves anormales dont les prodissoconques globuleuses présentent deux valves dissymétriques au relief accidenté (fig. 8). Dans ce type d'élevage, la quasi totalité des larves meurent avant la métamorphose.

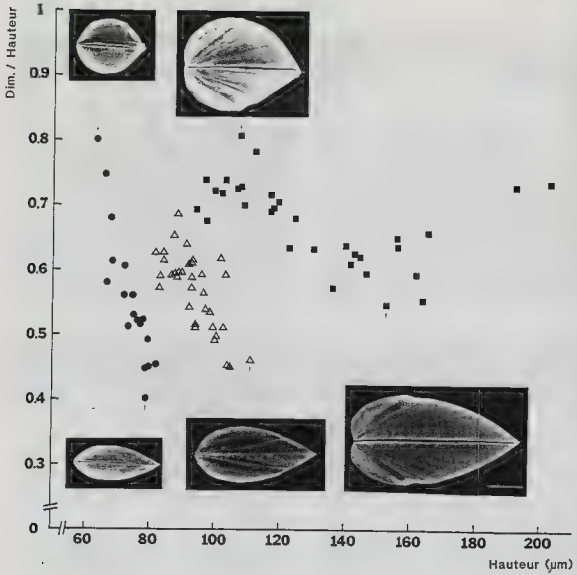


Figure 6 : Evolution, au cours d'un élevage (élevage 2), du rapport Dim/Hauteur en fonction de la hauteur de la prodissoconque.

● : Larve de 2 jours.

△ : larve de 6 jours.

■ : Larve de 16 jours.

Pour toutes les coquilles, 1 cm = 30 µm.

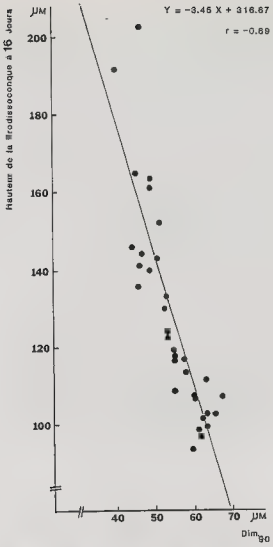
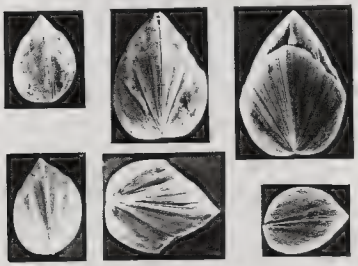


Figure 7 : Relation entre la Dim. à la hauteur de 90 µm (Dim_{90}) et la hauteur atteinte à 16 jours (élevage 2)



-Figure 8 : Anomalies de la prodissoconque chez des larves de 10 jours (élevage 3) provenant des géniteurs maintenus à 14 ± 1°C pendant un mois avant la ponte.

DISCUSSION

La charnière larvaire constitue chez les bivalves le caractère essentiel pour la détermination spécifique (Rees, 1950 ; Chanley & Andrews, 1971 ; Le Pennec, 1978, 1980 ; Dominguez & Alcaraz, 1983). D'autre part, chez la plupart des espèces, la structure cardinale primitive évolue tout au long de la phase larvaire pélagique et le degré de différenciation des denticules et de la fossette ligamentaire peut traduire l'âge du bivalve.

Chez *P. maximus*, la différenciation des denticules est si rapide que la possibilité de déterminer l'âge des larves, avec précision, par l'observation de la charnière, est réduite aux quatre premiers jours de la vie pélagique. Cependant, les renseignements ainsi obtenus sont précieux puisqu'ils permettent, dans le milieu naturel, d'identifier les cohortes et de préciser les dates d'émissions des gamètes.

Dans le cas d'espèces à prodissoconques denticulées, une charnière qui présente, dès la première semaine de son développement, des denticules bien formés et nettement séparés par des fossettes, est généralement synonyme d'une "bonne santé" de la véligère. En effet, à partir d'un seuil, les perturbations exogènes ou endogènes qui affectent les larves sont enregistrées par la coquille et notamment par la charnière comme l'ont montré Le Pennec et Le Roux (1979) pour des véligères de *Mytilus edulis* élevées en présence d'hydrocarbures. Chez *P. maximus*, une anomalie denticulaire peut être détectée très tôt. Puisqu'elle traduit un "état de choc" de la larve, on peut déduire que sa croissance sera ralentie durant la phase pélagique, fortement perturbée ou arrêtée avant la métamorphose. Si, dans le milieu naturel, un échantillonnage larvaire, représentatif d'une cohorte, présente un pourcentage élevé de malformations de la charnière, on peut prédire que ces larves ne franchiront pas le cap de la métamorphose.

Peu d'études ont été effectuées sur la striation des prodissoconques. Millard (1968) a montré que des stries journalières se formaient sur les coquilles larvaires d'huîtres si la température et l'éclairement étaient suffisants. Turner et Johnson (1969) ont aussi utilisé la striation pour différencier les larves de deux Teredinidae. Puis Lucas et Le Pennec (1972) ont montré que les striations de surface des coquilles larvaires et post-larvaires de trois espèces de Veneridae varient en fonction de l'âge et aussi de l'espèce. A ce jour, le seul Pectinidae étudié était *Placopecten magellanicus* (Hurley et al., 1986). Ces auteurs observent que les prodissoconques de cette espèce, élevée au laboratoire, enregistrent une strie presque journellement et déduisent que l'âge des larves peut être estimé par le dénombrement des stries. Les observations réalisées sur les coquilles larvaires de *P. maximus*, élevées en écloserie, révèlent un marquage d'intensité variable et selon un rythme irrégulier qui rend impossible l'ageage des larves par ce moyen. Cependant, la striation de la coquille doit être prise en compte car, comme pour la charnière, une perturbation peut provoquer un arrêt de croissance de la larve. En ce qui concerne l'influence du facteur alimentaire, des expériences de jeûne réalisées en écloserie, montrent qu'un arrêt de croissance d'au moins trois jours, suivi d'une reprise de croissance, est nécessaire pour provoquer la formation d'une strie nettement marquée. Cet anneau ne peut se produire que s'il y a un jeûne d'environ une semaine au début de la vie larvaire. D'après Salaün (1987), une aosence de nourriture, pendant une aussi longue période, est peut probable dans le milieu naturel. D'autre part, une observation attentive de quelques centaines de prodissoconques de Pectinidae issues du milieu naturel montre qu'un marquage de ce type n'a pas encore été observé.

Chez *Pecten maximus*, la formation de la coquille larvaire débute dès le deuxième jour après la fécondation (Le Pennec, 1978). Au fur et à mesure que la véligère se développe, l'ouverture progressive de l'angle α (fig. 1), séparant les deux valves de la prodissoconque I, entraîne le basculement progressif de la coquille et fait apparaître l'umbo. C'est donc la hauteur et la distance intervalvaire maximale qui déterminent la visualisation plus ou moins précoce de l'umbo. Ainsi, les prodissoconques ayant une convexité élevée auront un umbo proéminent.

Les larves de *P. maximus*, qui ont une faible croissance, ont aussi une prodissoconque I bombée. On peut donc déduire que cette anomalie a une origine endogène. Des observations ultrastructurales et des expériences d'histochimie, réalisées sur des ovocytes matures de coquilles St Jacques, montrent qu'il y a une grande hétérogénéité dans la répartition des réserves vitellines des gamètes femelles matures (Dorange, com. pers.). Il serait donc intéressant de suivre le développement d'ovocytes pauvres en réserves vitellines et d'analyser les prodissoconques des larves qui en sont issues. En règle générale, ces larves, à faible croissance et à coquille globuleuse, forment les "queues de lot" dans les élevages et meurent avant la métamorphose. Aussi, le dénombrement de larves anormales, dès la première semaine de vie larvaire, peut-il renseigner sur la qualité de l'élevage mené en écloserie et dans le milieu naturel, sur les chances de métamorphoses des individus d'une conorte.

Après la métamorphose, l'analyse des dissoconques doit permettre d'établir *a posteriori* un modèle de "croissance normale" pour les véligères depuis la formation de la prodissoconque jusqu'à la métamorphose. Cette étude devrait aussi servir à déterminer les valeurs de la dimension intervalvaire maximale en rapport avec une croissance normale et un seuil critique au-dessus duquel la métamorphose a peu de chance de se produire.

L'application de ces méthodes, basées sur l'observation de la coquille larvaire et ses mensurations, dont notamment la relation entre la dimension intervalvaire maximale et la hauteur, doit donc permettre de mieux caractériser les cohortes du milieu naturel et de prévoir leur chance de survie jusqu'à la métamorphose.

In situ de nombreux facteurs agissent sur le recrutement des bivalves, mais les principaux sont la viabilité des gamètes émis, la dispersion des produits génitaux et des larves, la nutrition et la prédation (Vance, 1973 ; Bayne, 1976 ; Sprung, 1985 ; Boucher, 1985). De notre analyse, il ressort que la variabilité de l'abondance des larves, à faible croissance, doit être pris en considération dans toutes études sur le recrutement.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Jean Claude COCHARD qui a mis à notre disposition l'écloserie d'Argenton, et tous les techniciens de l'écloserie : Michel HUITRIC, Michel MAZURET et Philippe MINER qui ont participés activement à la réalisation des élevages.

Nous remercions également Gérard SINQUIN pour sa collaboration au microscope électronique et Alain LE MERCIER pour les travaux photographiques.

Nous avons beaucoup apprécié les discussions sur les larves de *P. maximus* que nous avons eues avec Jean BOUCHER (IFREMER, Brest) et nous lui en sommes reconnaissants.

Cette recherche, financée par l'IFREMER (contrats 1986 et 1987), s'inscrit dans le Programme National sur le Déterminisme du Recrutement de la Coquille Saint-Jacques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BABINCHAK, J. & UKELES, R., 1979. Epifluorescence microscopy, a technique for the study of feeding in Crassostrea virginica veliger larvae. Mar. Biol., 51 : 69-76.

BAYNE, B.L., 1965. Growth and delay of metamorphosis of the larvae of Mytilus edulis (L.) Ophelia, 2 : 1-47.

BOUCHER, J., 1985. Caractéristiques dynamiques du cycle vital de la coquille St-Jacques (Pecten maximus) : hypothèses sur les stades critiques pour le recrutement. Cons. Inst. Expior. Mer., C.M., 1985/K23. 11 p.

BUESTEL, D., COCHARD, J.C., DAO, J.C., & GERARD, A., 1982. Production artificielle de naissain de Coquille Saint-Jacques Pecten maximus (L.). Premiers résultats en rade de Brest. Vie Marine, 4 : 24-28.

CHANLEY, P.E., & ANDREWS, J.D., 1971. Aids for identification of Bivalve of Virginica. Malacologia, 11,1 : 45-119.

COCHARD, J.C. & GERARD, A., 1987. Production artificielle de naissain de Coquille St-Jacques Pecten maximus (L.) en rade de Brest : Analyse des facteurs affectant la croissance larvaire. Sixth International Pectinid Workshop, Menai Bridge, U.K.

DAO, J.C., 1985. Evaluation de la biomasse des reproducteurs et des recrues du stock de Coquilles St-Jacques de la baie de St-Brieuc. Déterminisme du recrutement. Séminaire de Nantes, 2-4 juillet 1984, Publication IFREMER. DRV 85-01/D-II 34.

DOMINGUEZ, M. & ALCARAZ, M., 1983. Larvas de molluscos lamellibranquios de la ria de Pontevedra : metodogia y sistematica. Inv. Pesq., 47(2) : 345-357.

HURLEY, G.V., TREMBLAY, M.J., & COUTURIER, C., 1986. Daily growth increments in the shells of larval sea scallops (Placopecten magellanicus). NAFO SCR DOC. 86/99 : 12 pp.

LE PENNEC, M., 1978. Genèse de la coquille larvaire et postlarvaire chez divers Bivalves marins. Thèse Doc. Etat. Fac. Sci. Brest : 229 p. 108 pl.

LE PENNEC, M., 1980. The larval and postlarval hinge of some families of bivalve molluscs. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 60(3) : 601-617.

LE PENNEC, M. & RANGEL, D., 1985. Observations en microscopie à épifluorescence de l'ingestion et de la digestion d'algues unicellulaires chez des jeunes larves de Pecten maximus (Pectinidae, Bivalvia). Aquaculture, 47 : 39-51.

LE PENNEC, M., & LE ROUX, S., 1979. Effets d'un pétrole brut sur la formation de la coquille de Mytilus edulis (L.) (Mytilidae, Bivalvia). Rev. Int. Oceanogr. Méd., 55 49-55.

LUCAS, A. & LE PENNEC, M., 1972. Apports du microscope électronique à balayage dans l'étude de la morphogenèse des coquilles larvaires de Mollusques Bivalves marins. 97ème Congrès Soc. Sav. Nantes, 3 : 685-693.

MILLARD, R.H., 1968. Growth lines in the larvae and adults of bivalve molluscs. Nature, 217 : 689.

REES, C.B., 1950. The identification and classification of lamellibranche larvae. Hull Bull Mar. Ecol., 3 : 73-104.

SALAUN, M., 1987. Influence des facteurs du milieu sur la nutrition des larves de Bivalves en baie de Saint-Brieuc. Haliotis, 16 : 209-220.

SPRUNG, M., 1985. Experiments on nutritional stress on the larvae of the mussel Mytilus edulis. Marine Biology of Polar Regions and effects of stress on marine organisms 567-576.

TEBBLE, N., 1986. British bivalve seashells. British museum (Nat. Hist.) : 212 pp.

TURNER, R., & JOHNSON, A., 1969. Some problems and techniques in rearing bivalve larvae. Annual reports for 1969 of the American malacological Union : 9-13.

VANCE, R.R., 1973. More on reproductive strategies in marine benthic invertebrates. American Naturalist, 107 : 353-361.

HALIOTIS, 19 (1989) : 251-257.

REMARQUES METHODOLOGIQUES SUR LE CALCUL DU TAUX DE FIXATION CHEZ LES BIVALVES EN METAMORPHOSE

par

Slim TRITAR et Albert LUCAS

Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 29287 BREST Cedex (France)

ABSTRACT : METHODOLOGICAL REMARKS ON THE CALCULATION OF THE SETTLING RATE DURING METAMORPHOSIS IN BIVALVES

Settling rate is an index widely used by scientists and professionals in order to known the level of success of the metamorphosis in Bivalves. It is defined as the quotient between the number of alive individuals which are settled after a certain period of time and the number of alive pediveligers at the beginning of the experiment. For the same experiment, the values of the settling rate can be changed according to the period of time between the two countings. So, the authors ask to add, after the settling rate F, a number equal to the number of days between the two countings, Ex F6. This will avoid to compare rates calculated on unequal basis. Result obtained in this work on metamorphosing *Pecten maximus* during 6 days, showed that settling do not caracterize the morphological chronology of metamorphosis. It is proposed to use for this purpose the rate D of dissoconchs formed, defined as the quotient between the number of alive individuals which have formed a dissoconch after a certain period of time, on the number of alive pediveligers at the beginning of the experiment. The number of days between the two countings is also added after D.

RESUME :

Le taux de fixation est un indice largement utilisé par les scientifiques et par les professionnels pour mesurer le degré de succès de la métamorphose chez les Bivalves. Il se définit comme le rapport entre le nombre d'individus vivants qui sont fixés après un certain laps de temps, au nombre de pédivéligères vivantes présentes au début de l'expérience. Or, on peut obtenir pour une même expérience, des valeurs très différentes du taux de fixation en fonction du temps passé entre les deux comptages. En conséquence, les auteurs préconisent d'ajouter après le taux de fixation F un nombre qui sera celui des jours séparant les deux comptages, Ex : F6. L'avantage de cette pratique serait d'éviter d'établir des comparaisons entre taux calculés sur des bases différentes. Dans le présent travail, les résultats obtenus sur *Pecten maximus* pendant 6 jours au cours de sa métamorphose, ont montré que le taux de fixation ne caractérise pas bien la chronologie de l'évolution morphologique. Aussi est-il suggéré d'utiliser dans certains cas, un taux D de dissoconques formées qui se définit comme le rapport du nombre d'individus vivants ayant formé une dissoconque après un certain laps de temps, au nombre de pédivéligères vivantes présentes au début de l'expérience. Comme précédemment et pour les mêmes raisons, le taux D est suivi du nombre de jours entre les deux comptages. L'avantage du taux D est qu'il repose sur des critères morphologiques de nature homogène qui se succèdent obligatoirement dans le temps.

Mots clés : Bivalves. Dissoconque. Fixation. Larve compétente. Métamorphose.

Key words : Bivalves. Competent larvae. Dissoconch. Metamorphosis. Settling.

INTRODUCTION

Au moment du passage de la vie pélagique à la vie benthique chez les Bivalves, il est classique de distinguer, d'une part la métamorphose, qui correspond à une série de transformations anatomiques précises qui permettent de caractériser la post-larve par opposition à la larve qui la précède ; d'autre part, la fixation qui correspond à une des

caractéristiques de la métamorphose : l'acquisition d'organes byssogènes (ou cémentogènes) ce qui a pour conséquence un changement de comportement de l'organisme, qui, grâce à la production du byssus (ou du cément) peut se fixer sur un substrat.

La métamorphose est un phénomène complexe comportant plusieurs changements anatomiques, morphologiques et physiologiques, qui se déroulent à des rythmes différents : certains se réalisent en 2-3 jours, tandis que d'autres ne s'achèvent qu'à la fin du stade postlarvaire au bout de 2-3 semaines.

Par contre, la fixation est un phénomène plus restreint, qui correspond à une réaction bien précise et facile à caractériser. Cependant, la durée de ce phénomène est très variable, car si l'accrochage peut se faire en quelques heures, dans d'autres cas une succession de décrochages peuvent précéder la fixation définitive, ce qui dure quelques jours.

Malgré cet inconvénient, le taux de fixation est généralement considéré comme un indice utile pour préciser le degré de succès de la métamorphose chez les Bivalves. Sa définition apparaît simple, c'est le rapport du nombre d'individus vivants qui sont fixés après un certain laps de temps, au nombre de pédivéligères vivantes présentes au début de l'expérience. Cependant, l'imprécision de cette définition au sujet du temps, risque d'aboutir à la confusion, car rien ne prouve que les valeurs du taux de fixation soient les mêmes si les durées entre les deux comptages sont différentes. L'objet de la présente étude est de lever cette imprécision.

I - CONSIDERATIONS PRELIMINAIRES

A. Compétence larvaire

Pour calculer correctement le taux de fixation, la première précaution à prendre avant la métamorphose, est d'effectuer des comptages sur des "larves compétentes" (CHIA and RICE, 1978), c'est-à-dire aptes à la métamorphose. En effet, si les larves n'ont pas atteint cet état, il est évident que dans les jours suivants le taux de fixation sera faible, sinon nul. En préliminaire à l'étude du taux de fixation, il faut donc définir comment se reconnaît une larve compétente.

Certains auteurs (HIDU et al., 1975 ; COON et al., 1985) ont préconisé l'utilisation de collecteurs témoins dans les bacs d'élevage larvaire pour détecter les premières fixations. Il s'agit là d'un critère empirique où la qualité du collecteur influence tout autant les résultats que la qualité propre des larves. Une autre démarche, plus analytique, consiste à observer les changements morphologiques et comportementaux qui apparaissent chez les larves lorsqu'elles deviennent compétentes. Ces critères, observables sur la larve, décrits par divers auteurs, ont été récapitulés par HADFIELD (1978) qui a retenu deux :
(1) la présence d'un "oeil" chez la larve (on parle de "larve oeillée"). Ce phénomène est fréquent, mais n'est pas universel ; certaines espèces, par exemple les Palourdes (*Tapes*) ne l'acquièrent pas.
(2) le développement d'un pied long, cylindrique et cilié qui permet la reptation, en alternance avec la nage assurée par le velum (on parle de "larve pédivéligère").

Ces deux critères, bien que largement utilisés, sont imprécis car il n'y a pas de relation chronologique définie entre leur date d'apparition et celle de la fixation. En effet, lorsqu'une larve est reconnue pédivéligère ou oeillée, elle peut se fixer dans un laps de temps variable allant de 1-3 jours à environ 1 semaine.

Un caractère de morphologie interne, l'apparition de 3-5 paires de bourgeons branchiaux chez la véligère, a été signalé par BAYNE (1965, 1971), mais il est peu utilisé car il nécessite une bonne mise au point pour être observé au microscope. Plus récemment (GERARD et al., 1988) ont utilisé deux critères pratiques, qu'ils ont appliqué en particulier à *Pecten maximus* :

(1) dans la colonne d'eau des bacs, le regroupement des larves nageuses en formations structurées qui rappellent des "stalactites" ;

(2) la constitution sur le bord de la prodissoconque d'une gouttière périphérique apparaissant comme une "double barre" au microscope optique. Ce dernier critère sera utilisé dans la suite de cet exposé.

B. Hétérogénéité des populations d'élevage

Bien que souvent issues des mêmes parents et subissant les mêmes conditions écophysiologiques, les larves d'un même élevage montrent toujours, surtout à la fin du stade pélagique, un fort degré d'hétérogénéité, qui se décèle soit par une variabilité de la taille de leur coquille, soit par des différences anatomiques traduisant des stades de développement plus ou moins avancés. Cette hétérogénéité de population s'ajoute aux différences de comportements individuels déjà signalées (qui fait varier la fixation de quelques heures à quelques jours) et complique l'interprétation du taux de fixation.

II - ANALYSE DU PHENOMENE D'APRES UNE EXPERIENCE SUR *PECTEN MAXIMUS*

A. Matériel et méthode

L'expérience a été réalisée en juin 1987 à l'écloserie-nurserie du Tinduff près de Brest. Cet établissement comporte des bacs rectangulaires de 3 m^3 qui contiennent chacun 10 cylindres-tamis de 22 litres de contenance, dans lesquels sont placées de 75 000 à 100 000 pédivéligères en vue d'obtenir la métamorphose. L'eau circule dans les cylindres-tamis de haut en bas et reçoit des algues monocellulaires à raison de 40 cellules par µl et par jour. Dans les cylindres-tamis, le fond est garni d'une toile de polyester de 140 µm de vide de maille, qui constitue la seule zone de fixation et représente donc la surface utile de chaque cylindre qui est de 1 964 cm^2. Les larves ont été laissées en contact avec le tamis pendant 4 ou 6 jours selon les cylindres. Les bilans de la fixation ont été réalisés à partir d'un échantillon de 40 surfaces de 1 cm^2 choisies au hasard, ce qui a permis de dénombrer l'ensemble des fixations par tamis, chaque jour où le contrôle a eu lieu. Connaissant le nombre de larves pédivéligères placées dans chaque cylindre à l'origine, on en déduit le taux de fixation.

Par ailleurs des sondages ont été faits sur la morphologie des larves ou post-larves qui étaient soit fixées, soit non fixées. Dans ce cas, 3 catégories ont été distinguées : pédivéligères à prodissoconque sans double barre, pédivéligères à prodissoconque avec double barre, postlarves caractérisées par une dissoconque en formation.

B. Résultats et commentaires

Les taux de fixation au cours du 2ème, 4ème et 6ème jour pour les 5 cyclindres expérimentaux sont donnés dans le Tableau 1. On constate que le taux augmente du 2ème au 4ème jour, tandis que du 4ème au 6ème jour, il augmente ou régresse légèrement.

La morphologie des larves et postlarves fixées a été observée dans le cyclindre 3 le 4ème, 6ème et 8ème jour : quelques individus ont été décrochés au pinceau et observés au microscope (Tableau 2). Pour chaque échantillon analysé, une faible proportion de pédivéligères sans double barre s'observe de façon quasiconstante du 4ème au 8ème jour (17,6 à 12 %). Par contre, pendant ce laps de temps, les postlarves à dissoconque augmentent considérablement (de 12 à 81 %) aux dépens des pédivéligères à double barre dont le pourcentage régresse de 72 à 7 %.

Le tableau 3 donne les résultats d'une autre étude de morphologie effectuée cette fois sur les individus non fixés retirés des cylindres, soit le 4ème jour (cylindres 1, 2) soit le 6ème jour (cylindres 3, 4 et 5). Les postlarves à dissoconque sont rares ou non présentes, ce qui montre cependant que des décrochages peuvent apparaître chez des individus incapables de nager : il n'est pas sûr, là où ils tombent, qu'ils puissent se refixer. Un certain contingent de pédivéligères à double barre (10 à 21,5 %) se rencontre dans tous les cylindres et représente un potentiel de futures fixations qui viendra compenser, au moins en partie, les postlarves qui se décrochent. Enfin, le grand nombre de pédivéligères sans double barre (77 à 89 %) correspond selon toute vraisemblance, à des larves qui ne se métamorphoseront pas. En définitive, si l'on consulte les résultats des Tableaux 1 et 3, on constate que les individus fixés représentent environ 20 %, et les larves non fixées 80 % de l'effectif initial, si l'on ne tient pas compte de la mortalité qui a affecté l'élevage pendant la période considérée.

Tableau 1. Evolution du nombre d'individus fixés (NF) et calcul des taux de fixation correspondants (F2, F4, F6) à partir du nombre d'individus non fixés (NL) au début de l'expérience.

CYLINDRE	NL	NF_2	F2 %	NF_4	F4 %	NF6	F6 %
1	82 694	15 516	18,8	16 694	20,2		
2	84 534	10 409	12,3	14 434	17,2		
3	104 398	11 391	10,9	25 728	24,6	23 968	23,0
4	74 140	7 070	9,5	14 140	19,1	17 676	23,8
5	104 105	10 213	9,8	16 105	15,4	17 087	16,4

Tableau 2. Pourcentage de pédivéligères sans double barre (PV1) de pédivéligères avec double barre (PV2) et de postlarves (PL) parmi les individus fixés 4, 6 ou 8 jours après le début de l'expérience. n = nombre d'individus échantillonnés.

Temps (jours)	PV1 %	PV2 %	PL %	n
J 4	16	72	12	123
J 6	17,6	34,4	48	244
J 8	12	7	81	145

Tableau 3. Pourcentage de pédivéligères sans double barre (PV1) de pédivéligères avec double barre (PV2) et de postlarves (PL) non fixées récoltées le 4e jour (cylindres 1 et 2) ou le 6e jour (cylindres 3, 4 et 5) après le début de l'expérience. n = nombre d'individus échantillonnés.

CYLINDRE	PV1 %	PV2 %	PL %	n
1	77	21	2	65
2	79	18	3	73
3	87	13	0	86
4	85	10	4	48
5	89	11	0	57

III – GENERALISATION A L'AIDE D'UN MODELE GRAPHIQUE ET PROPOSITIONS PRATIQUES

A. Le modèle graphique

Le schéma proposé est inspiré non seulement de l'expérience décrite, mais aussi de plusieurs autres résultats de métamorphose obtenus sur *Pecten maximus*. Les proportions d'individus fixés ou non fixés, ainsi que le taux de mortalité varient considérablement d'une expérience à l'autre, aussi les proportions représentées ne sont-elles qu'un exemple parmi d'autres possibles.

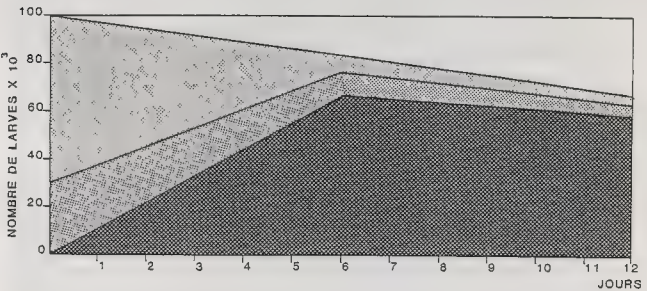


Figure 1. Modèle graphique des variations du taux de fixation en fonction du temps, chez les larves de *Pecten maximus*. En blanc : nombre de larves mortes. En grisé clair nombre de pédivéligères nageuses sans double barre. En grisé moyen : nombre de pédivéligères nageuses avec double barre. En grisé sombre : nombre d'individus fixés.
Quand, dans la population larvaire, environ 30 % des pédivéligères présentent une double barre, l'expérience débute et le premier comptage a lieu. Le graphique montre que si le second comptage a lieu avant le 6e jour, le taux de fixation augmente quand le temps entre les deux comptages augmente. C'est l'inverse par la suite, à cause de la mortalité qui affecte non seulement les larves nageuses, mais aussi les individus fixés.

De même, le changement d'intensité de fixation qui apparaît le 6ème jour sur le graphique n'est pas une valeur absolue, mais varie d'une expérience à l'autre et correspond, en fait, à un créneau de 6 ± 2 jours. Ce point d'inflexion permet de distinguer deux périodes : dans celle qui le précède, les taux de fixation ont des valeurs d'autant plus élevées que la durée est longue entre les comptages ; au contraire, dans celle qui le suit, les taux de fixation ont des valeurs d'autant plus faibles que la durée entre les deux comptages est longue. Ce modèle montre de façon évidente que la durée entre les comptages influence considérablement les valeurs du taux de fixation.

B. Propositions pratiques

- Première proposition

Puisque les valeurs des taux de fixation dépendent du temps qui sépare les deux comptages, il est évident que des taux calculés, d'une expérience à une autre, ne sont comparables que si les temps sont égaux. Aussi est-il proposé d'ajouter, après le taux de fixation F, le nombre de jours qui sépare les deux comptages. Ainsi F6 signifie que le taux de fixation a été calculé sur un intervalle de temps de 6 jours. F6O, fréquemment utilisé à l'écloserie - nurserie du Tinduff, signifie que le 2ème comptage a été effectué sur des juvéniles de 3 mm environ, deux mois après le comptage des pédivéligères mises en cylindre-tamis. Il va de soi que les valeurs de F6 et F6O sont très différentes et en défaveur de F6O. Mais ce F6O a pour intérêt pratique de montrer combien il faut traiter de pédivéligères pour obtenir un certain nombre de juvéniles. Par contre, une valeur de F3 est le plus souvent inférieure à celle qu'aurait été une valeur de F6 pour la même expérience. En définitive, l'indice du nombre de jours, s'il était adopté, permettrait d'éviter des comparaisons qui n'ont aucune signification entre valeurs de taux établies dans des conditions de temps différentes.

- Seconde proposition

Le taux de fixation a été pris en considération dans cette étude parce qu'il est très utilisé aussi bien par les scientifiques que par les professionnels. Cependant, à la suite des analyses qui ont été faites d'une part sur les bilans d'individus fixés, où la proportion de larves pédivéligères n'est pas négligeable et, d'autre part, sur les individus non fixés parmi lesquels figurent quelques postlarves décrochées, on constate que la notion de fixation, ne reflète pas très bien l'état de la métamorphose. Aussi, peut-on proposer pour caractériser celle-ci, au moins dans certaines études scientifiques, de se référer, non pas au taux de fixation, mais à un taux de dissoconques formées. En effet, la dissoconque, cette nouvelle coquille qui se développe sur le pourtour de la prodissoconque, représente la principale caractéristique de morphologie externe de la postlarve. Ce taux de dissoconques formées, qu'on appellera D, se définit comme le rapport du nombre d'individus vivants ayant formé une dissoconque après un certain laps de temps au nombre de pédivéligères vivantes au début de l'expérience. Pour les mêmes raisons que pour F, le taux D sera lui aussi suivi du nombre de jours entre les deux comptages. L'intérêt du taux D, c'est qu'il repose sur des critères morphologiques homogènes (ici, la coquille dans son évolution) qui se succèdent obligatoirement dans le temps. En outre, comme cela a été fait dans le présent travail, entre la véligère à prodissoconque sans double barre et la postlar-

larve à dissoconque, on peut insérer la véligère à prodissoconque avec double barre qui annonce de façon encore plus imminente le déclenchement de la métamorphose.

CONCLUSION

La distinction entre fixation et métamorphose a été définie par SCHELTEMA (1974). En procédant à des expériences physiologiques, COON et al. (1985, 1986) ont montré que chez *Crassostrea gigas* et *C. virginica*, les deux phénomènes pouvaient être dissociés. En effet, l'usage de certaines substances, dont l'adrénaline, supprime la fixation et provoque la métamorphose chez ces espèces. Dans la présente étude sur *Pecten maximus*, la distinction fixation-métamorphose a été renforcée et précisée en suivant une autre démarche : l'analyse détaillée de la morphologie coquillière des 2 groupes, individus fixés et individus non fixés.

Bien que limitées à quelques exemples, ces deux approches apparaissent comme des moyens d'investigation utiles pour mieux comprendre le passage de la vie pélagique à la vie benthique chez les bivalves. Il serait intéressant que l'une et l'autre soient appliquées conjointement aux principaux représentants des Bivalves.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leurs vifs remerciements à M. André GERARD Responsable du Laboratoire félix Le Dantec CLPMB, Le Tinduff, Plougastel-Daoulas (Finistère) et à M. Jean-Claude COCHARD Responsable du Laboratoire IFREMER Argenton Porspoder (Finistère) pour l'aide qu'ils ont apportée dans la réalisation des expériences décrites dans la présente étude.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHIA F.S. and RICE, 1978 - Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. Ed. Elsevier North Holland and NY (USA). 290 p.

COON S.L., BONAR D.B. and WEINER R.N., 1985 - Induction of settlement and metamorphosis of the pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), by DOPA and catecholamines. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 94, 1-3 : 211-221.

COON S.L., BONAR D.B. and WEINER R.M., 1986 - Chemical production of cultchless oyster spat using epinephrine and norepinephrine. Aquaculture, 58 : 255-262.

GERARD A., SALAUN M. et TRITAR S., 1988 - Caractérisation pratique des larves de Bivalves compétentes à la métamorphose. Haliotis, 17 (sous presse).

HADFIELD M.G., 1978 - Metamorphosis in marine molluscan larvae : an analysis of stimulus and response. IN Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. Proceeding of the Symposium on settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae, American Zool. Soc. Meeting, Toronto, Canada, Dec. 27-28, 1977. CHIA F.S. and RICE, Ed. Elsevier, North Holland - NY (USA). : 165-175.

HIDU H., CHAPMAN S. and SOULE P.W., 1975 - Cultchless setting of European oyster *Ostrea edulis*, using polished marble. Proc. Nat. Shellfish. Ass., 65 : 13-14.

SCHELTEMA R.S., 1974 - Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. Thalassia Jugosl., vol. 10 : 263-296.

HALIOTIS, 19 (1989) : 259-274.

INDUCTION DE LA METAMORPHOSE DE LA COQUILLE SAINT JACQUES Pecten maximus L. PAR DES DERIVES DE LA TYROSINE EXTRAITS DE L'ALGUE Delesseria sanguinea LAMOUROUX OU SYNTHETIQUES

par

J.C. COCHARD*, L. CHEVOLOT**[1], J.C. YVIN* et A.M. CHEVOLOT-MAGUEUR*[1]

* IFREMER, Centre de Brest, BP 70, 29263 PLOUZANE (France)

** U.A. 322 CNRS, Université de Bretagne Occidentale, 6 Avenue Le Gorgeu, 29287 Brest Cedex (France)

ABSTRACT : INDUCTION OF METAMORPHOSIS OF THE SCALLOP Pecten maximus L. BY RED ALGAE EXTRACTS. DETERMINATION OF JACARANONE AS THE INDUCER PRESENT IN Delesseria sanguinea Lamouroux

When reared in stagnant water Pecten maximus L. larvae will usually delay metamorphosis. Although this species has no substrate-specific recruitment, crude aqueous extracts of the red algae Delesseria sanguinea Lamouroux improved metamorphosis of this species in 7 day experiments conducted in 400 ml glass beakers. Settlement rate and mortality depended on extract concentration in sea water. A series of experiments conducted to isolation of purified jacaranone, the metamorphosis inducer in Delesseria sanguinea. Synthetic jacaranone revealed a similar activity. Optimal concentration of this inducer was found to be 0,5 mg/l (3 10^{-6}M). At higher concentrations reduced metamorphosing rate was related to enhanced mortality. Jacaranone, the first bivalve metamorphosis inducer isolated from an alga, is a methylated derivative of quinolacetic acid intermediate compound from the catabolism of tyrosin. Further experiments revealed that parahydroxyphenylacetic acid, homogentisic acid, L-DOPA and Epinephrin were active at concentrations ranging from 5 to 7.10^{-6}M. The mecanism involved in induction is discussed.

RESUME :

Les larves de la coquille Saint-Jacques Pecten maximus L. élevées en eau de mer stagnante ont généralement une métamorphose retardée. Ces larves ne paraissent pas rechercher un substrat de fixation précis, mais les extraits aqueux de Delesseria sanguinea Lamouroux introduits provoquent une augmentation significative des taux de métamorphose et de la mortalité en fonction de la concentration des extraits dans l'eau de mer. Une série d'expériences a permis d'identifier l'agent inducteur des extraits de Delesseria sanguinea, la jacaranone. Ce produit obtenu par synthèse révèle une activité équivalente. La concentration optimale est de 0,5 mg.l^{-1} (3.10^{-6}M) ; aux concentrations plus élevées la réduction du taux de métamorphose constatée est due à une augmentation de la mortalité. La jacaranone, le premier inducteur de la métamorphose d'un bivalve isolé, d'une algue, est un dérivé méthylé de l'acide quinolacétique produit du catabolisme de la tyrosine. Deux autres composés de cette voie métabolique se sont révélés actifs, l'acide parahydroxyphénylpyvurique et l'acide homogentisique. L'activité de ces composés a été comparée à celle des catécholamines connues pour leur activité inductrice chez les bivalves. Cinq composés dérivant de la tyrosine induisant la métamorphose de Pecten maximus a des concentrations comprises entre 3 et 7 10^{-6}M sont ainsi identifiés : la jacaranone, l'acide parahydroxyphénylpyvurique, l'acide homogentisique, la L-DOPA, l'adrénaline, leur mode d'action est discuté.

Mots clés : induction, métamorphose, coquille Saint-Jacques, jacaranone, Pecten maximus, L-DOPA, adrénaline.

Key words : induction, metamorphosis, scallop, jacaranone, Pecten maximus, L-DOPA epinephrin.

INTRODUCTION

La métamorphose de nombreux invertébrés marins peut être déclenchée ou stimulée par des substances chimiques spécifiques (Crisp, 1974 ; Burke, 1983 ; Morse, 1985). La démonstration de cette induction a été réalisée sur des espèces présentant une très forte affinité pour un substrat particulier. Ainsi, la fixation et la métamorphose de l'hydrozoaire Coryne uchidai qui s'attache préférentiellement à l'algue Sargassum tortile sont déclenchées par le δ-tocotrienol isolé de ce végétal (Kato et al., 1975). De même la nudibranche Phestilla sibogae, prédateur du corail Porites compressa, se métamorphose en présence de l'eau environnant ce dernier dans la nature ou d'extraits très dilués de cette espèce (Hadfield, 1978 ; 1984 ; Hadfield et Sheuer, 1985) chez l'ormeau Haliotis rufescens qui se fixe sélectivement sur des algues encroûtantes des genres Lithophyllum, Lithothamnium, Hildenbrandia (Morse et al., 1980a) la métamorphose des larves peut être induite par un neurotransmetteur l'acide gamma aminobutyrique (Morse et al., 1980a ; 1980b). Morse et Morse (1984) ont récemment montré que l'inducteur naturel était une phycobiliprotéine provenant de la surface des algues citées. Les acides γaminobutyrique et δaminovalérique (Morse et al., 1979) qui présentent des analogies structurales avec les phycoérythrines déclencheraient le processus de métamorphose en se fixant sur les récepteurs cellulaires qui permettent à la larve de reconnaître son substrat de fixation. Ce mécanisme paraît être généralisable à l'ensemble des ormeaux (Morse, 1984) malgré les réserves formulées par Akashige et al. (1981) concernant l'espèce japonaise Haliotis discus hannai.

Chez les bivalves la relation entre la larve et son substrat de fixation apparaît moins déterminante dans la mesure où le choix n'est pas lié à une source alimentaire précise comme c'est le cas chez les ormeaux ou surtout chez le prédateur nudibranche Phestilla sibogae déjà cité. Les huîtres présentent cependant une affinité importante pour leurs congénères et il a ainsi été montré par Veitch et Hidu (1971) et Crisp (1977) que la métamorphose est déclenchée par des molécules de poids moléculaire élevé adsorbées sur le support ou présentes à la surface de la coquille de l'adulte. Des molécules de faible poids moléculaire ont cependant une activité inductrice connue. Nielson (1973) a ainsi constaté que l'acétazolamide provoquait la fixation d'Ostrea lutaria et surtout Coon et al. (1985 ; 1986) ont montré que les catécholamines L-DOPA, adrénaline et noradénaline induisaient la métamorphose de Crassostrea virginica et C. gigas.

Chez la coquille Saint Jacques Pecten maximus aucune spécificité de fixation n'a été constatée. Mason (1958), Eggleston (1962), Minchin (1980, 1981) ont noté la présence de très jeunes naissains sur une grande variété de supports inertes, pierres ou débris de coquilles, mais aussi vivants comme les algues Chorda filum, Laminaria saccharina, Polysiphonia sp., Desmarestia aculeata, et les colonies de diverses espèces de bryozoaires et d'hydraires. Par ailleurs des collecteurs de matière plastique se révèlent efficaces pour le captage de cette espèce (Buestel et al., 1977 ; Buestel, 1979 ; Brand et al., 1980 ; Minchin, 1981). Cette diversité de substrat a amené Eggleston (1962) et Brand et al. (1980) à conclure que le facteur déterminant de la fixation est la nécessité pour la larve de trouver un support propre situé au-dessus du fond qui lui permettrait d'échapper à l'envasement pendant sa phase sessile.

En élevage artificiel le déclenchement de la métamorphose est réalisé efficacement en circuit ouvert (Buestel et al., 1982). En milieu confiné, Roman et Perez (1976) et Buestel et al. (1977) ont constaté que la métamorphose pouvait s'étaler sur une période de temps extrêmement longue. Par exemple Buestel et al. (1977) notent que 28 jours après l'apparition des premières postlarves dans leurs élevages 68 % des individus étaient encore au stade pédivéligère. Ces retards s'apparentent à ceux constatés par Bayne (1965) chez la moule Mytilus edulis qui seraient causés par l'absence dans l'environnement de signaux déclenchant la métamorphose. Afin de déterminer si la métamorphose pouvait être favorisée par des substances solubles dans l'eau, des essais d'induction ont été conduits à partir d'extraits de quelques algues rouges. Sur l'une d'entre elle, faisant l'oobjet d'une étude de pharmacologie (Yvin, 1984), une substance active a été identifiée et son efficacité a été comparée à celle des substances déjà étudiée chez l'huître par Coon et al. (1985, 1986).

MATERIEL ET METHODES

- Les larves et la préparation à la métamorphose

Les larves pédivéligères de Pecten maximus ont été produites suivant des techniques dérivées de Loosanoff et Davis (1963) et de Gruffydd et Beaumont (1970, 1972) décrites par Buestel et al. (1982). La longueur moyenne des larves de P. maximus au moment de la métamorphose varie de 230 à 250 µm, à ce stade les larves sont retenues par un tamis de 150 µm de vide de mailles. Ce critère utilisé en routine pour le passage de l'écloserie à la nurserie où se produit la métamorphose a, pour des raisons pratiques, et malgré son caractère grossier, été le seul retenu pour les expériences décrites. Il est certain cependant qu'une majorité des larves ne pouvait pas être considérée comme réellement compétente au moment des expériences.

Les larves triées sont placées dans une éprouvette pendant une quinzaine de minutes. Seules les larves nageant dans les deux tiers supérieurs de la colonne d'eau seront utilisées, cette procédure a pour effet l'élimination des larves mortes, moribondes ou en cours de métamorphose. L'évaluation du nombre total d'animaux est réalisé par comptage de six échantillons de 100 microlitres prélevés dans un volume de 2 litres homogénéisé à l'aide d'un piston perforé.

Dans les expériences décrites, les larves ont été réparties dans des cristallisoirs contenant 400 ml d'eau filtrée à 0,45 µm (18°C, salinité 34-35 ‰) à raison d'environ 2000 individus par récipient. La prolifération bactérienne était limitée par adjonction de chloramphénicol (8 mg/l). Pendant toute la durée des expériences (8 jours) les larves étaient nourries d'un mélange de Pavlova lutheri et d'Isochrysis galbana (T iso) en proportions égales distribuées à chaque renouvellement de l'eau (intervalles de 48 h) à la concentration finale de 40 cellules par microlitre.

- Tests d'induction de la métamorphose

Les substances à tester, diluées dans le milieu à partir de solutions concentrées en 1 $g.l^{-1}$ ont été éliminées après un temps de contact de 48 heures, au premier renouvellement de l'eau. A cette occasion les larves étaient délicatement rincées à l'eau de mer filtrée sur le tamis de récupération (150 µm de vide de maille) de même que les récipients en

évitant de détacher les animaux fixés sur les parois. A ce stade des opérations (48 h) il est difficile de distinguer les larves en cours de métamorphose des pédivéligères, l'ensemble des lots a donc été maintenu en élevage pendant encore 6 jours afin que les postlarves puissent être identifiées par la présence de la dissoconque (coquille adulte). Les proportions de larves et postlarves mortes et vivantes ont été évaluées par comptage de 500 individus. Une transformation arcsinus a été appliquée aux données qui ont été comparées par une analyse de variance. Lorsque l'hypothèse d'égalité des moyennes des traitements a été rejetée, elles ont été classées par le test de Newman et Keuls.

- Préparation des extraits d'algues

Les algues ont été récoltées dans le goulet de la rade de Brest, seuls des sujets dépourvus d'épibiontes ont été retenus.

* Extraits aqueux

60 g de thalles frais soigneusement lavés à l'eau distillée ont été finement hachés et mis en suspension dans 300 ml d'eau distillée sous agitation pendant 24 h à température ambiante. Après filtration la solution a été lyophilisée. Les extraits pulvérulents obtenus de Dilsea carnosa, Delesseria sanguinea, Palmaria palmata, Polysiphonia elongata pesaient respectivement 3,85 g, 1 g, 2,20 g, 1,9 g.

* Préparation de l extrait hydroalcoolique de D. sanguinea (Extrait A)

L'extraction hydroalcoolique permet l'élimination de l'essentiel des sels minéraux contenus dans la plante. 563 g de D. sanguinea lyophilisée ont donc été épuisés par 3 macérations successives (24 h) dans de l'éthanol à 70 %.

Les extraits hydroalcooliques obtenus (environ 20 l) ont été réunis et filtrés puis concentrés sous pression réduite jusqu'à 2 l environ.

L'extrait A ainsi obtenu a été extrait 3 fois par de l'éther diéthylique. Le résidu aqueux est l'extrait B. Les solutions éthérées réunies ont été séchées sur $Na_2 SO_4$ anhydre, filtrées puis distillées à sec. Le résidu vert foncé pâteux ainsi obtenu pèse 3,38 g (rendement 0,6 %) (extrait C).

* Fractionnement de l'extrait hydroalcoolique de D. sanguinea

L'extrait éthéré précédemment obtenu a été ensuite chromatographié sur gel de séphadex LH 20 (colonne de 60 x 6 cm, 170 cm^3 de gel environ) en utilisant comme éluant un mélange dichlorométhane-méthanol (50:50 V/V). Les premières fractions contenant des produits de masses moléculaires élevées n'ont pas été étudiées. Les fractions suivantes vertes ou jaune-vert ont été recueillies (1,4 g) et rassemblées. Cette fraction a été analysée soit en chromatographie liquide haute performance (CLHP) dans les conditions suivantes : 2 colonnes µ-Bondapack phenyl (Waters) montées en série ; éluant : H_2O-CH_3CN-MeOH (75:20:5 V/V/V) ; débit : 1,5 ml/mn ; détection à 225 nm.

La séparation des différents constituants de cette fraction a été poursuivie sur une aliquote par chromatographie préparative sur couche épaisse de silice (2 plaques Merck 20 x 20 cm Kieselgel HF 254 + 366 ; épaisseur de la couche 1 mm ; éluant Cyclohexane - Ac OEt 50:50 V/V). Deux fractions de polarité intermédiaire (D et E) ont été testées.

Les différents composés (1 : ester méthylique de l'acide p-hydroxy phénylacétique ; 2 : parahydroxy benzaldéhyde ; 3 : alcool p-hydroxy benzylique ; 4 : éther éthylique de 3 ; 5 : jacaranone ; 6 : délesserine) présents dans les fractions D et E sont isolés par CLHP semi-préparative (Yvin, 1984) à partir de ces fractions ou d'autres et individuellement testés.

Les structures des composés 1, 2, 3, 4, 5 ont été établies par spectrométrie de masse, de RMN, et I.R. et par comparaison avec des produits de référence (Yvin et al., 1985). La structure de la délesserine (6) a été décrite précédemment (Yvin et al., 1982).

* Composés de synthèse

La jacaranone a été synthétisée par une méthode précédemment décrite (Yvin et al., 1985 dérivée de celle de Siegel et Keickeis, 1953).

Les catécholamines ont été fournis par les laboratoires Sigma, la noradrénaline étant présentée sous forme d'arterenol.

RESULTATS

La figure 1 montre l'effet de deux doses différentes d'extrait aqueux de Dilsea carnosa, Palmaria palmata, Delesseria sanguinea, Polysiphonia elongata sur la métamorphose et la survie des larves de Pecten maximus. L'analyse de variance ayant révélé un effet traitement hautement significatif (F9/10 = 20,36), le test de Newman et Keuls appliqué aux données transformées permet de déceler une augmentation significative des taux de métamorphose dans les lots ayant reçu 5 et 2,5 mg/l d'extrait aqueux de Delesseria sanguinea et 2,5 mg/l d'extrait de Polysiphonia elongata. Tous les extraits se révèlent toxiques à la dose de 5 mg/l en particulier ceux de Dilsea carnosa. Il semble que l'on puisse considérer que la toxicité de Polysiphonia elongata soit responsable de la diminution du taux de métamorphose entre les doses de 2,5 et 5 mg/l.

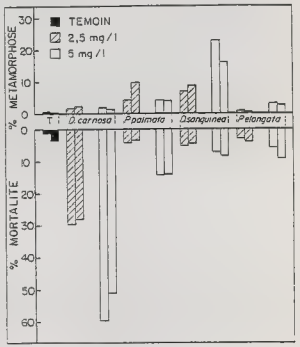


Fig. 1 : Induction de la métamorphose par des extraits aqueux de différentes espèces de Rhodophycées. Mesures effectuées par comptage de 300 individus par lot. Concentrations en mg d'extrait sec.l-1.

L'expérience présentée (figure 2) avait pour objectif de préciser l'effet de l'extrait aqueux de D. sanguinea et d'amorcer l'étude du fractionnement de cet extrait. L'analyse de variance révélant une hétérogénéité des moyennes (F12/15 = 18,47), le classement par le test de Newman et Keuls au seuil de 5 % fait ressortir trois groupes principaux. L'extrait brut aux doses 20 et 15 mg d'extrait sec par litre et l'extrait C à la dose de 5 mgl^{-1} ne diffèrent pas significativement entre eux, il en va de même pour le témoin et les extraits aqueux (2,5 mgl^{-1} et 5 mgl^{-1}) et A (2,5 mgl^{-1}). Les autres concentrations des différents

extraits ne montrent pas d'écarts significatifs mais il faut préciser que l'extrait aqueux 10 mgl^{-1} et l'extrait hydroacoolique (10 mgl^{-1}) ont une activité similaire à celle de la fraction éthérosoluble à 5 mgl^{-1}. Il apparaît donc que l'activité de l'extrait aqueux dépend de sa concentration dans l'eau des élevages. Un effet similaire est constaté pour les extraits A et C, la fraction B conserve une activité inductrice significative par rapport aux témoins, mais il est clair que les substances inductrices sont concentrées par l'éther éthylique dans la fraction C. Les mortalités sont toujours élevées dans cette expérience (18 % en moyenne dans le témoin) mais on constate que les extraits provoquent une mortalité additionnelle proportionnelle à leur concentration, l'effet toxique se concentre dans les fractions de la même manière que l'activité inductrice. Il faut noter que la mortalité concerne essentiellement les larves pédivéligères, la quasitotalité des postlarves étant vivantes en fin d'expérience (mortalité inférieure à 1 % dans tous les cas). Si l'on déduit cette mortalité de 18 % des témoins, 20 à 25 % des animaux étaient vivants au stade postlarvaire dans les lots ayant reçu 15 et 20 mg/l d'extrait aqueux, à 5 mg/l de l'extrait C les proportions constatées sont de 12 et 20 %, il y a donc eu purification partielle de l'extrait.

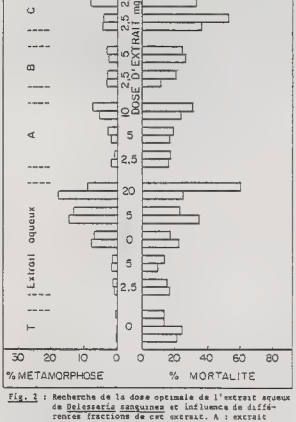


Fig. 2 : Recherche de la dose optimale de l'extrait aqueux de Delessaria sanguinea et influence de différentes fractions de cet extrait. A : extrait hydroalcoolique de D. sanguinea, B : résidu aqueux de la partion eau-éther diéthylique, C : extrait éthérosoluble. Mesures effectuées par comptage de 500 individus par loc. Concentrations en mg d'extrait sec.l^{-1}.

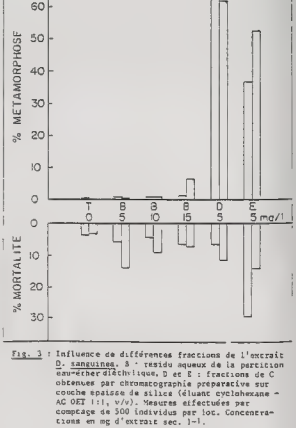


Fig. 3 : Influence de différentes fractions de l'extrait D. sanguinea. B : résidu aqueux de la partition eau-éther diéthylique, D et E : fractions de C obtenues par chromatographie préparative sur couche épaisse de silice (éluant cyclohexane - AG OET (:1, v/v). Mesures effectuées par comptage de 300 individus par loc. Concentrations en mg d'extrait sec. l^{-1}.

Pour l'expérience reprédsentée par la figure 3, la fraction éthérosoluble a été fractionnée par chromatographie en deux parties de polarité différentes D et E, le résidu aqueux B est testé à trois concentrations différentes. L'effet des traitements est hautement significatif (F5/6 = 70,48), il est dû à l'activité inductrice des fractions D et E qui ne

diffèrent pas significativement. Le résidu aqueux ne présente pas dans cette expérience d'activité significative. Il peut donc être considéré que la fraction C est bien celle où se concentrent les inducteurs de la métamorphose, la chromatographie sur couche épaisse de silice n'a pas permis d'isoler l'agent actif par sa polarité. Les composés communs aux deux fractions D et E ont été testés individuellement (figure 4) à des concentrations différentes. L'analyse de variance donnant des résultats significatifs (F 9/10 = 43,40), le classement révèle que tous les composés étudiés ont une activité inductrice significative à l'exception de la délesserine et de l'éther éthylique du parahydroxybenzaldéhyde. L'ester méthylique de l'acide parahydroxyphénylacétique, la parahyroxybenzaldéhyde et l'alcool parahydroxybenzylique ont une activité significative mais testés à des concentrations supérieures à celles où ils se trouvent dans les fractions D et E leur effet significativement inférieur ne permet pas de les considérer comme les inducteurs principaux des extraits de D. sanguinea. Le seul composé présentant une activité significative équivalente à celle des fractions D et E au seuil de 5 % est le composé 5 : la jacaranone extraite de D. sanguinea. Le même produit obtenu par synthèse a des effets significativement inférieurs à ceux des fractions D et E mais ne diffère pas significativement de celui de la jacaranone extraite. Il est par ailleurs significativement plus actif que tous les autres produits testés. C'est donc bien la jacaranone qui dans les extraits de D. sanguinea est responsable de l'induction de la métamorphose de P. maximus.

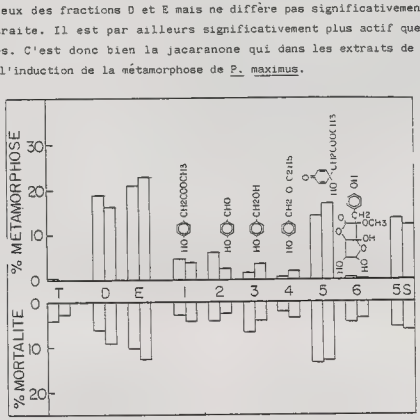


Fig. 4 : Influence des principaux composés des fractions D et E sur la métamorphose de P. maximus. 1 : Ester de l'acide parahydroxyphénylacétique, 2 : Parahydroxybenzaldéhyde, 3 : Paranydroxybenzylalcool, 4 : Ether éthylique de 3, 5 : Jacaranone, 6 : Délesserine, 5 S : extraits D et E, 2 mg. l-1 pour les produits purifiés et la jacaranone de synthèse. Mesures effectuées par comptage de 500 individus par lot.

La figure 5 précise son effet sur les larves de coquille Saint-Jacques, les meilleurs taux de métamorphose sont obtenus aux doses de 0,5 et 1 mgl^{-1} soit 3 à 6.10^{-6}M. Au-delà de ces concentrations, les effets toxiques de ce composé sont responsables d'une diminution des taux de postlarves mesurés.

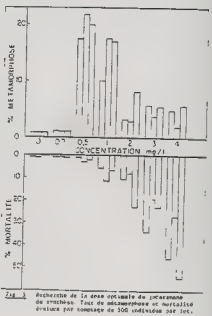


Fig. 5 Recherche de la dose optimale de jacaranone de synthèse. Taux de métamorphose et mortalité évalués par comptage de 500 individus par lot.

La jacaranone est le dérivé méthylé de l'acide quinolacétique intermédiaire de la biotransformation de l'acide parahydroxyphényl pyruvique (ou paranydroxyphényl- acétique) en acide homogentisique. Ce dernier composé a été testé au cours des expériences présentées figures 6 et 7 qui ont été réalisées à 5 jours d'intervalle avec le même lot de larves. La première de ces expériences a été effectuée à la lumière ambiante qui a provoqué une photooxydation très rapide de l'acide homogentisique caractérisée par l'apparition d'une coloration brune du milieu d'élevage notamment aux plus fortes concentrations (10^{-2} et $10^{-3}g.l^{-1}$). La seconde a donc été réalisée à l'obscurité afin de retarder la dégradation de l'inducteur. Les deux expériences révèlent une activité inductrice significative de l'inducteur (respectivement F5/6 = 23,78 et F5/6 = 26,15). L'activité maximale était constatée à la concentration de $10^{-3}g\ l^{-1}$. Pour la seconde expérience l'activité maximale apparaît à des concentrations similaires (10^{-3} et $5\ 10^{-3}g\ l^{-1}$) mais il peut être observé que l'acide homogentisique est moins actif que la jacaranone (pas d'activité significative à $5\ 10^{-4}g.l^{-1}$), il est aussi moins toxique. La comparaison des résultats de ces deux expériences fait en outre apparaître la différence considérable des taux de métamorphose constatés : inférieurs à 1 % dans les témoins de la première expérience ils sont proches de 10 % pour la seconde, conséquence probable du maintien des larves en élevage pendant 5 jours supplémentaires.

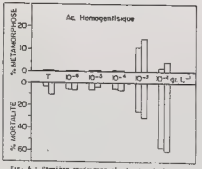


Fig. 6 : Première expérience d'induction de la métamorphose par l'acide homogentisique. Moyenne effectuées sur 500 individus par lot. Eclairage ambiant.

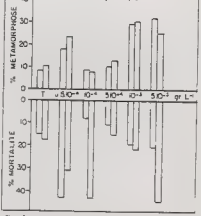


Fig. 7 Deuxième expérience d'induction de la métamorphose par acide homogentisique. Protocole identique à Fig. 6 mais expérience réalisée à l'obscurité

Les produits identifiés au cours de cette étude ont été comparés figure 8 aux composés d'origine biologique déjà identifiés dans la littérature comme inducteurs de la métamorphose : la L-DOPA, l'adrénaline, la noradrénaline. Ces composés présentant les mêmes risques de photooxydation que l'acide homogentisique, l'expérience s'est déroulée à l'obscurité, mais afin de vérifier si ce dernier composé perdait toutes ou une partie de ses propriétés inductrices, une solution mère (1 g/l) a été préparée 48 h avant le début de l'expérience et laissée à la lumière ambiante en présence d'air apporté par bullage. Au terme de l'essai l'analyse de variance révèle une hétérogénéité significative des moyennes ($F_{14/15} = 23,93$) due à l'activité de l'adrénaline (10^{-3}g l^{-1}), de la jacaranone (5 10^{-4}g.l^{-1}) de la L-DOPA (10^{-3}g.l^{-1}) et de l'acide homogentisique présenté sous sa forme dégradée (10^{-3}g.l^{-1}). Le premier de ces composés a une activité significativement plus forte que les trois autres. Tous les autres lots expérimentaux ne diffèrent pas significativement du témoin à l'exception de celui qui a reçu 10^{-2}g l^{-1} de noradrénaline pour lequel les faibles taux de métamorphose observés sont dus à des mortalités considérables (93 et 98 %). Dans tous les lots, à l'exception des témoins et de ceux ayant reçu soit de la jacaranone soit des doses faibles des composés testés (10^{-4}g.l^{-1}), une coloration rose (catécholamines) ou brune (acide homogentisique) a été constatée avant l'élimination des produits (48 h). Elle marque l'oxydation de ces composés dans l'eau mais si l'on compare les effets de l'acide homogentisique, présenté sous forme dégradée ou non, il apparaît que la dégradation de l'acide homogentisique augmente significativement l'activité de ce produit.

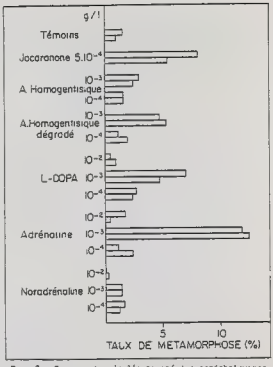


Fig. 8 : Comparaison de l'activité des catécholamines à celle de la jacaranone et de l'acide homogentisique. Expérience réalisée à l'obscurité.

DISCUSSION

Parmi les causes susceptibles de déclencher la fixation et/ou la métamorphose des larves d'invertébrés marins, des agents physiques ou bactériens ont été invoqués (Ferguson-Wood, 1950 ; Crisp, 1974 ; Neuman, 1979 ; Weiner et Colwell, 1982 ; Kirchman et Mitchell, 1981 ; Kirchman et al., 1982). Dans les expériences qui viennent d'être décrites des facteurs physiques, tels que la texture des parois des récipients, ne peuvent être considérés comme responsable des écarts observés entre les lots témoins et les lots ayant reçu des extraits d'algues ou des composés purs. La méthode de préparation des extraits aqueux d'algues des premières expériences a par contre pu provoquer la prolifération de bactéries similaires à la LST décrite par Weiner et al. (1985), induisant la métamorphose mais l'utilisation ultérieure d'extraits hydroalcooliques contredit cette hypothèse, les solvants utilisés

empêchant tout développement bactérien. Enfin, les concentrations de jacaranone extraites de D. sanguinea qui représente environ 1/10 000 du poids sec de l'algue (Yvin, 1984) ne permettent pas de penser que cette substance provienne de bactéries vivant à la surface de l'algue. Il peut donc être admis que les larves de Pecten maximus ont réagi à des substances produites par D. sanguinea dont la jacaranone apparaît la plus active.

Tous les essais d'induction menés au cours de cette étude donnent des résultats significatifs mais les taux de métamorphose observés, en général relativement faibles, sont très variables d'une expérience à l'autre. La cause de cette variabilité doit être recherchée dans le critère de sélection des larves étudiées : le tamisage à 150 µm ne sélectionne les animaux que par leur taille et ne préjuge en aucun cas de la compétence des larves. Ce critère s'avère suffisant pour le transfert de l'écloserie vers la nurserie où les larves achèveront leur développement dans les tamis d'élevage avant de s'y fixer, mais dans le cas d'une métamorphose induite seules les larves compétentes au moment de l'induction pourront réagir à la stimulation (Morse et al., 1979b ; Chia, 1978). C'est ainsi que la comparaison des deux essais d'utilisation de l'acide homogentisique réalisés à 5 jours d'intervalle sur le même élevage montre une augmentation très sensible des taux de métamorphose obtenus dans les témoins et dans les tests. La prise en compte d'un critère morphologique tel que l'épaississement du bord externe de la coquille des larves au stade pédivéligère devrait permettre de mieux se rendre compte de l'efficacité de ces inductions. Cette modification des protocoles permettrait en outre de vérifier si la présence des inducteurs provoque un comportement de recherche d'un substrat de fixation analogue à celui décrit chez les huîtres Crassostrea virginica en présence de la bactérie LST ou par la L-DOPA (Weiner et Colwell, 1982 ; Coon et al., 1985). Ce comportement n'a pu être observé chez Pecten maximus en raison de la proportion relativement faible de larves compétentes, mais peut-être aussi d'une moins grande sensibilité de cette espèce aux signaux chimiques induisant la métamorphose. La coquille Saint Jacques ne paraît inféodée à aucun biotope précis ni associée à une espèce particulière malgré les recherches menées dans ce sens par Dare (1987). Elle réagit néanmoins positivement à toute une famille de composés dont le trait commun est qu'ils dérivent par deux voies métaboliques opposées de la tyrosine : d'un côté le groupe des catécholamines est représenté par la L-DOPA et l'adrénaline, de l'autre les produits de la dégradation de la tyrosine : l'acide parahydroxyphényl pyruvique et l'acide homogentisique. La jacaranone peut elle aussi être considérée comme faisant partie de ce second groupe. Il s'agit en effet du dérivé méthylé de l'acide quinolacétique intermédiaire hypothétique des deux précédents inducteurs (Ogura et al., 1977 ; Saito et al., 1975 a et b ; Lindblad et al., 1970 ; Jefford et Cadby, 1981), cette hypothèse est étayée par la découverte de l'acide quinolacétique dans les urines de malades souffrant de tyrosinémie (Niederwieser et al., 1977 ; Hocart et al., 1983).

Il faut donc concevoir que quels que soient les facteurs qui, dans la nature, déclenchent le processus de métamorphose, la coquille Saint Jacques dispose de récepteurs similaires à ceux des huîtres du genre Crassostrea. Ces récepteurs peuvent même être considérés comme très sensibles à la présence des inducteurs identifiés puisque les doses actives sont de $5\ 10^{-9}\ g.l^{-1}$ pour la jacaranone et $10^{-3}\ g.l^{-1}$ pour les autres inducteurs dont l'étude de la concentration d'activité optimale a été abordée. Les concentrations actives

exprimées en moles sont de 3 à 6 10^{-6}M pour la jacaranone et 6 à 7 10^{-6} pour les autres, soient des concentrations environ 50 fois inférieures à celles jugées optimales par Coon et al. (1985-1986) (10^{-4}M) ; elles sont du même ordre de grandeur que celles déterminées par Morse et al (1979a) pour l'induction par le GABA (10^{-6}M). Aussi faibles soient elles, ces concentrations ont cependant peu de chances de se retrouver dans la nature à plus de quelques millimètres de leur source (Crisp, 1974). Par ailleurs le rôle éventuel de l'adrénaline et de la noradrénaline chez les bivalves n'est pas actuellement connu, mais il est peu probable que ce composé soit directement impliqué dans les processus internes de déclenchement de la métamorphose. La rapidité avec laquelle les catécholamines provoquent la fixation (L-DOPA) chez les huîtres, plaide en faveur de l'hypothèse d'un mécanisme du type de celui décrit par Morse (1985) pour l'ormeau : les inducteurs identifiés chez les bivalves agiraient comme le GABA sur des chémorécepteurs stéréospécifiques dont ils miment le véritable substrat. Les composés actifs ne présentent cependant pas d'analogie structurale évidente qui permettrait de relier l'activité à la position relative de certaines fonctions chimiques comme cela a été constaté par Morse (1981) et Morse et Morse (1984) qui considèrent que l'activité du GABA et de l'acide delta amino valérique serait due à l'existence d'une fonction amine en gamma ou delta d'un carboxyle comme dans les phycoérythrines. Par contre l'oxydation très rapide de l'adrénaline, de la L-DOPA, et de l'acide homogentisique dans l'eau de mer permet d'envisager l'hypothèse que ces composés agiraient non pas sous leur forme originelle mais sous leur forme dégradée. Un certain nombre d'observations viennent à l'appui de cette idée : tout d'abord il a été montré que l'acide homogentisique dégradé se révélait plus actif que lorsqu'il est préparé extemporanément, ensuite un certain nombre de données de la littérature font état de l'activité de molécules où des dérivés de la tyrosine jouent un rôle majeur. Ainsi, Veitch et Hidu (1971) ont isolé de la coquille de C. virginica une thyroprotéine stimulant la fixation des larves de cette espèce tandis que la mélanine synthétisée par la bactérie LST (Weiner et al., 1985) est un polymère quinonique de la LST. Il a par ailleurs été montré que chez les huîtres, les balanes et les spirorbes, le caractère grégaire de la fixation est dû à l'identification par la larve des protéines de la coquille, de la carapace ou du tube de ses congénères (Crisp, 1965, 1967, 1974). Ces protéines résultent d'un tannage par des quinones dérivées de la L-DOPA suivant un processus semblable à celui qui consolide les byssus des moules (Lindner et Dooley, 1975).

Cette hypothèse s'accorde bien avec les informations fragmentaires disponibles sur la fixation de Pecten maximus dans la nature, la larve recherchant un substrat érigé proche du fond pourrait être stimulée par la présence des molécules impliquées dans le tannage protéique de la paroi d'animaux en croissance ou celles des groupements quinones des protéines tannés résultantes.

CONCLUSION

La coquille Saint-Jacques qui, dans la nature, n'apparaît pas clairement inféodée à un biotope précis se métamorphose en présence de plusieurs composés de faible poids moléculaire. Certains de ces composés sont déjà connus pour leur activité inductrice chez

les huîtres où cette relation spécifique entre la larve et son substrat de fixation existe. Il est raisonnable de penser que les récepteurs sur lesquels ces composés agissent sont présents à la fois chez Pecten maximus, chez les huîtres creuses mais aussi d'autres espèces de bivalves. Ces molécules dérivent de la tyrosine par deux voies métaboliques distinctes ne présentent pas d'analogies structurales évidentes mais s'oxydent sous forme de quinones à l'exception de la jacaranone qui est une cyclohexadiéneone. Les quinones sont elles-mêmes impliquées dans la polymérisation de molécules inductrices de fort poids moléculaire citées dans la littérature. Les groupements quinoniques de ces molécules pourraient donc être la partie active commune à tous ces composés qui déclenchent la métamorphose des larves de bivalves.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AKASHIGE, S., SEKI, T., KAN-NO, H., et NOMURA, T., 1981. Effects of aminobutyric acid and certain neurotransmitters on the settlement and the metamorphosis of the larvae of Haliotis discus hannai Ino. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab., 43 : 37-45.

BAYNE, B.L., 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of Mytilus edulis (L.). Ophelia 2, 1-47.

BRAND, A.R., PAUL, J.P., HOOGESTEGER, J.N., 1980. Spat settlement of the scallops Chlamys opercularis (L.) and Pecten maximus (L.) on artificial collectors. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 60, 379-390.

BUESTEL, D., 1979. L'exploitation de la coquille Saint Jacques Patinopecten yessoensis (J.) au Japon : Possibilités d'application du modèle de développement japonais à l'espèce française Pecten maximus (L.). Actes de colloques du CNEXO 12, 15-32.

BUESTEL, D., ARZEL, P., CORNILLET, P., DAO, J.C., 1977. La production de juvéniles de Coquilles Saint Jacques (Pecten maximus (L.)). Actes de colloques du CNEXO 4, 307-315.

BUESTEL, D., COCHARD, J.C., DAO, J.C., GERARD, A., 1982. Production artificielle de naissain de coquilles Saint Jacques Pecten maximus (L): Premiers résultats en rade de Brest. Vie Marine 4, 24-28.

BURKE, R.D., 1983. The induction of metamorphosis of marine invertebrate larvae : stimulus and response. Can. J. Zool., 61 : 1701-1719.

CHIA, F.S., 1978. Perspectives : settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. in Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae, F.S. Chia et M.E. Rice (eds) Elsevier NY : 283-286.

COON, S.L., BONAR, D.B., WEINER, R.M., 1985. Induction of settlement and metamorphosis of the Pacific oyster, Crassostrea gigas (Thunberg), by L-DOPA and catecholamines. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 94, 211-221.

COON, S.L., BONAR, D.B., WEINER, R.M., 1986. Chemical production of cultchless oyster spat using Epinephrine and Norepinephrine. Aquaculture, 58 : 255-262.

CRISP, D.J., 1965. Surface chemistry, a factor in the settlement of marine invertebrate larvae. Mar. Biol. Symp. 5,Goteborg (1964), 51-61.

CRISP, D.J., 1967. Chemical factors inducing settlement in Crassostrea virginica (Gmelin). J. Anim. Geol. 36 : 329-335.

CRISP, D.J., 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. in Chemoreception in Marine Organisms P.T. Grant and A.M. Mackie (eds). Academic Press, 177-265.

DARE, P.J., 1987. Settlement of scallop, Pecten maximus (L) spat on natural substrates off South-West England : the hydroid connexion. 6th International Pectinid Workshop, 8 pp.

EGGLESTON, D., 1962. Spat of the scallop (Pecten maximus (L)) from off Port-Erin, Isle of Man. Report. Marine Biological Station, Port Erin, 74, 29-32.

FERGUSON-WOOD, E.J., 1950. Investigations on underwater fouling. I-The role of bacteria in the early stages of fouling. Aust. Journ. of Mar. and Freshw. Res. 1, 85-91.

GRUFFYDD, Ll. D., BEAUMONT, A.R., 1970. Determination of the optimum concentration of eggs and spermatozoa for the production of normal larvae in Pecten maximus (Mollusca, Lamellibranchia). Helgoländer wiss. Meeresunters 20, 486-497.

GRUFFYDD, Ll. D., BEAUMONT A.R., 1972. A method for rearing Pecten maximus larvae in the laboratory. Marine Biology 15, 350-355.

HADFIELD, M.G., 1978. Metamorphosis in marine molluscan larvae : an analysis of stimulus and response. in: Settlement and Metamorphosis of marine invertebrate larvae. Ed. by Fu-Shiang Chia/Mary E. Rice Elsevier, 165-175.

HADFIELD, M.G., 1984. Settlement requirements of molluscan larvae : new data on chemical and genetic roles. Aquaculture, 39, 283-298.

HADFIELD, M.G., et SCHEUER D., 1985. Evidence for a soluble metamorphic inducer in Phestilla : Ecological, Chemical and Biological Data. Bull. Mar. Sci. 37(2) : 556-566.

HOCART, C.H.,HALPERN, B., HICK, L.A., WONG, C.O., HAMMOND, J.W., WILCKEN, B., 1983. Hawkinsinuria-Identification of Quinolacetic acid and Pyroglutamic acid during an acidotic phase. J. Chromatogr. 275, 237-243.

JEFFORD, C.W., CADBY, P.A., 1981. Evaluation of models for the mecanism of action of 4-hydroxypnenylpyruvate dioxygenase. Experientia 37, 1134-1137.

KATO, T., KUMANIRENG, A.J., ICHINOSE, I., KITAHARA,.Y., KAKINUMA, Y., NISHIHIRA, M., et KATO, M., 1975. Active components of Sargassum tortile effecting the settlement of swimming larvae of Coryne uchidai. Experientia 31(4) : 433-434.

KIRCHMAN D., GRAHAM, S., REISH, D., MITCHELL, R., 1982. Bacteria induce settlement and metamorphosis of Janua (Dexiospira) brasiliensis Grube (Polychaeta : spirorbidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 56, 153-163.

KIRCHMAN, D., MITCHELL, R., 1981. A biochemical mechanism for marine biofouling. Ocean., sept., 537-541.

LINDBLAD, B., LINDSTEDT, G., LINDSTEDT, S., 1970. The mechanism of Enzymic formation of Homogentisate from p.-hydroxyphenyl pyruvate. J. Amer. Chem. Soc. 92, 25, 7446-7449.

LINDNER, E., DOOLEY, C.A., 1975. Physical and chemical mechanisms of barnacle attachment. Proc. Third Int. Biodegradation Symposium. Sharpley et Kaplan (eds). Applied Science Publishers Ltd London : 485-494.

LOOSANOFF, V.L., DAVIS, H.C., 1963. Rearing of bivalve molluscs. Advances in Marine Biology, 1, 2-136.

MASON, J., 1958. The Breeding of the scallop, Pecten maximus (L) in Manx waters. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 37, 653-671.

MINCHIN, D., 1980. Room for the scallop : bid to halt the decline of European landings. Fish Farmer 3, 5, 18-21.

MINCHIN, D., 1981. The escallop Pecten maximus in Mulroy Bay. Fisheries Bulletin Dublin n° 1, 89 p.

MORSE, A.N.C., MORSE, D.E., 1984. Recruitment and metamorphosis of Haliotis larvae induced by molecules uniquely available at the surfaces of crustose red algae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 75, 191-215.

MORSE, D.E., HOOKER, N., DUNCAN, H., JENSEN, L1., 1979a. Aminobutyric acid, a neurotransmitter, induces planctonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis. Science, 204, 407-410.

MORSE, D.E., DUNCAN, H., HOOKER, N., BALOUN, A., YOUNG, G., 1980a. GABA induces Behavioral and Developmental Metamorphosis in planktonic Molluscan Larvae. Federation Proceedings, 39, 14, 3237-3241.

MORSE, D.E., HOOKER, N., JENSEN, Ll., DUNCAN, H., 1979b. Induction of larval abalone settling and metamorphosis by aminobutyric acid and its congeners from congeners from crustose red algae. II-Applications to cultivation, seed-production and bioassays, principal causes of mortality and interference. Proc. World Mar. Soc., 10, 81-91.

MORSE, D.E., TEGNER, M., DUNCAN, H., HOOKER, N., TREVELYAN, G., CAMERON, A., 1980b. Induction of settling and metamorphosis of planctonic molluscan (Haliotis) larvae. III-Signaling by metabolites of intact algae is dependant on contact. Chemical signals. Ed. by Dietland Müller-Schwarze and Robert M. Silverstein. Plenum Publishing Corporation, 67-86.

MORSE, D.E., 1981. Biochemical and genetic control of critical physiological processes in Molluscan life cycles : basic mecanisms, water-quality requirements and sensitivities to pollutants. Biennal report 1979-1980, Univ. of California, La Jolla, 83-87.

MORSE, D.E., 1984. Biochemical and genetic engineering for improved production of abalones and other valuable molluscs. Aquaculture, 39 : 263-282.

MORSE, D.E., 1985. Neurotransmitter-mimetic induces of larval settlement and metamorphosis. Bulletin of Marine Science, 37 : 697-706.

NEUMANN, R., 1979. Bacterial induction of settlement and metamorphosis in the planula larvae of Cassiopea andromeda (Cnidaria : Scyphozoa, Rhizostomeae). Mar. Ecol. Prog. Ser., 1, 21-28.

NIEDERWIESER, A., MATASOVIC, A., TIPPETT, P., DANKS, D.M., 1977. A new sulfur aminoacid, named Hawkinsin, identified in a baby with transient tyrosinemia and her mother. Clinica chimica acta, 76: 345-356.

NIELSEN, S.A., 1973. Effect of acetazolamide on larval settlement of Ostrea lutaria. The Veliger 16, 1, 66-67.

OGURA, M., CORDELL, G.A., FARNSWORTH, N.R., 1976. Potential anticancer agents. III- Jacaranone, G. Novel Phytoquinoid from Jacaranda caucana. Lloydia, 39, 4, 255-257.

OGURA, M., CORDELL, G.A., FARNSWORTH, N.R., 1977. Potential anticancer agents. IV- Constituents of Jacaranda caucana Pittier (Bignoniaceae). Lloydia, 40, 2, 157-168.

ROMAN, G., PEREZ, A., 1976. Cultivo de larvas de vieira, Pecten maximus (Linnaeus), en laboratorio. Bol. Inst. Esp. Ocean. 223, 17 pp.

SAITO, I., CHUJO, Y., SHIMAZU, H., YAMANE, M., MATSUURA, T., CAHNMANN, H.J., 1975a. Non enzymic oxidation of p-hydroxyphenylpyruvic Acid with singlet oxygen to Homogentisic Acid. A model for the action of p-Hydroxyphenylpyruvate hydroxylase. J. Amer. Chem. Soc. 97:18, 5272-5277.

SAITO, I., YAMANE, M., SHIMAZU, H., MATSUURA, T., CAHNMANN, H.J., 1975b. Biogenic type conversion of p-hydroxyphenylpyruvic acid into homogentisic acid. Tetrahedron letters n° 9, pp. 641-644.

SIEGEL, A., KECKEIS, H., 1953. "Uber eine Modifizierte Form der Reformatski Reaktion Monatsh. Chem. 84, 910.

VEITCH, F.P., et HIDU, H., 1971. Gregarious setting in the american oyster Crassostrea virginica gmelin : I-Properties of a partially purified "setting factor" Chesapenke Science 12 (3) : 173-178.

WEINER, R.M., et COLWELL, R.R., 1982. Induction of settlement and metamorphosis in Crassostrea virginica by a melanin-synthesizing bacterium. Technical Report Maryland Sea Grant Program. Publ. n° UM.SG.TS.82.05, 44 pp.

WEINER, R.M., SEGALL, A.M., et COLWELL, R.R., 1985. Characterization of a marine bacterium associated with Crassostrea virginica (the Easten Oyster). Appl. Environ. Microbiol. Janv. . 03-90.

YVIN, J.C., 1984. Etude chimique et pharmacologique d'une Rhodophycée Delesseria sanguinea (Linne) Lamouroux. Thèse Doct. Ing. Univ. de Bretagne Occidentale, n° 16 B: 198 pp.

YVIN, J.C., CHEVOLOT-MAGUEUR, A.M., CHEVOLOT, L., LALLEMAND, J.Y., POTIER, P., GUILHEM, J., 1982. Delesserine, a new metabolite of mixed biogenesis from the red marine Alga Delesseria sanguinea (Lamouroux). J. Amer. Chem. Soc., 104, 4497.

YVIN, J.C., CHEVOLOT, L., CHEVOLOT-MAGUEUR, A.M., COCHARD, J.C., 1985. First isolation of Jacaranone from an alga Delesseria sanguinea: A metamorphosis inducer of Pecten larvae. J. Nat. Prod., 48, 814-16.

HALIOTIS, 19 (1989) : 275-285.

ETUDE DE LA FECONDITE POTENTIELLE DE LA COQUILLE SAINT-JACQUES *PECTEN MAXIMUS*, EN BAIE DE SAINT-BRIEUC.

par

Yves-Marie PAULET*, Spyros FIFAS**

* *Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 29287 BREST Cedex*

** *IFREMER Centre de Brest - B.P. 70 - 29263 PLOUZANE Cedex*

ABSTRACT : STUDY OF THE POTENTIAL FECUNDITY OF THE SCALLOP, *PECTEN MAXIMUS*, IN THE BAY OF SAINT-BRIEUC

The potential fecundity of *Pecten maximus* was analysed in the bay of Saint-Brieuc in the framework of a study of recruitment. Two, three and four years old individuals, constituting almost all the breeding stock were followed from 1985 to 1987 in order to study this factor of the reproductive strategy and its fluctuations.

A specific method was developed in the aim to quantify the number of spawnings and the number of oocytes released at each one. This method is based on close samplings to define fluctuations of gonad index and induction of spawning in hatchery.

Total number of oocytes released did not vary significantly from one year to another, neither between different individuals spawning one or more times in a year. This estimation of potential fecundity applied to the population, taking into account the population structure, may allow a better fitting of the models usually used in study of population dynamics.

RESUME :

La fécondité potentielle de *Pecten maximus* est analysée en baie de Saint-Brieuc dans le cadre de l'étude du déterminisme du recrutement de cette espèce. Ce paramètre de la stratégie de reproduction ainsi que ces variations ont été suivies de 1985 à 1987 chez des individus âgés de deux, trois et quatre ans, qui constituent la quasi totalité des reproducteurs de la population.

Une méthodologie spécifique a été développée dans le but de quantifier finement le nombre de pontes au cours de la saison et le nombre d'ovocytes émis lors de chaque ponte. Cette méthodologie repose sur le suivi serré de l'indice gonadique et l'induction de pontes en écloserie.

Le nombre total d'ovocytes émis varie peu d'une année à l'autre, et dans une même année entre les individus qui pondent une fois et ceux qui pondent à plusieurs reprises. Cette estimation de la fécondité appliquée à la population, en tenant compte de sa structure démographique, devrait permettre de mieux ajuster les modèles généralement utilisés pour l'étude de la dynamique des populations de cette espèce.

Mots-Clés : fécondité, cycle de reproduction, *Pecten maximus*, Bretagne (France).

Key-Words : fecundity, reproduction cycle, *Pecten maximus*, Brittany (France).

INTRODUCTION

Une évaluation de la fécondité potentielle de *Pecten maximus* L. en baie de Saint-Brieuc a été réalisée dans le cadre du programme d'étude du déterminisme du recrutement de cette espèce (P.N.D.R.). Le nombre d'oeufs émis par la population c'est à dire le nombre d'individus appartenant au premier stade planctonique libre de l'animal, revêt en effet une importance particulière dans ce programme basé sur l'estimation de l'abondance des stades successifs de l'oeuf à l'adulte. L'analyse des processus qui influent sur les abondances

à chaque stade devrait permettre, par la suite, de proposer un modèle des fluctuations du recrutement observées chez de nombreuses espèces marines et particulièrement chez les Pectinidae (Dickie, 1955 ; Olsen, 1955 ; Baird, 1966 ; Boucher, 1985).

Si l'effort de recherche mené sur la population de la baie de Saint-Brieuc depuis le début des années soixante-dix dans le cadre d'une gestion rationnelle du stock a permis d'obtenir des estimations fiables des paramètres de croissance et de mortalité par pêche, ainsi que des effectifs de chaque classe d'âge pour les individus âgés d'au moins deux ans (Antoine et al., 1976 ; Buestel et Laurec, 1976 ; Antoine, 1979 ; Dupouy et al., 1983), les valeurs de la fécondité étaient encore inconnues.

Ce travail s'attachera à décrire une méthode appropriée au calcul de la fécondité potentielle de *Pecten maximus* L. en milieu naturel, qui sera appliquée aux années 1985, 1986 et 1987. Enfin, à partir de la structure démographique de la population de la baie de Saint-Brieuc, un calcul de la fécondité globale de la population sera réalisée.

MATERIEL ET METHODES

Des prélèvements de coquilles St Jacques ont été réalisés par dragage de février 1985 à août 1987 sur les stations "Plattières" et "Comtesses" situées dans l'Est de la baie. Ces prélèvements ont été effectués chaque mois en hiver et chaque semaine voire deux fois par semaine de juin à septembre. En 1985 et 1986 les classes d'âge II, III et IV ont été échantillonnées et en 1987 seulement les classes II et III, à raison d'une vingtaine d'individus par classe d'âge pour chaque prélèvement. Durant la période de ponte les prélèvements sont complétés par quelques individus plus âgés dans le but d'étendre la validité des courbes de fécondité. Au laboratoire les individus ont été disséqués et les différentes parties de l'animal : coquille débarassées des épibiontes, muscle, gonade partie mâle et partie femelle et le reste des viscères pesés frais et après séchage à l'étuve à 100°C pendant 48 heures.

Durant la période de reproduction le prélèvement a été doublé et une partie du prélèvement a été étudié en écloserie. Des stimulations thermiques ont été effectuées dans le but de déclencher la ponte selon le protocole classiquement utilisé dans les écloseries de bivalves (Loosanoff et Davis, 1963 ; Gruffydd et Beaumont, 1970 ; Buestel et al., 1982). Les oeufs émis ont été dénombrés pour chaque individu et les individus ayant pondu ont été analysés au laboratoire, comme décrit précédemment.

L'indice gonadique utilisé, dans le but de suivre l'activité reproductrice, est le rapport du poids de la gonade séchée au poids sec de la coquille. L'analyse des variations de cet indice permet de choisir les prélèvements utilisés comme référence de pré-ponte et de post-ponte pour le calcul de la fécondité. La fécondité potentielle est alors calculée par différence des équations d'ajustement du poids de la partie femelle de la gonade séchée et du poids de la coquille avant et après la ponte. L'ajustement utilisé est la régression prédictive du logarithme du poids de la gonade en le logarithme du poids de la coquille. Cette régression consiste à minimiser la somme des carrés des distances à la droite de régression parallèlement à l'axe des y (Ricker, 1973). Bien que la régression fonctionnelle et l'axe majeur réduit décrivent mieux les variations relatives de x et de y quand celles-ci sont deux variables aléatoires (Ricker, 1973), la prédictive est selon Mayrat (1964) la seule à permettre une comparaison statistique de plusieurs droites simultanément. Cette comparaison est réalisée par l'analyse de la covariance (Sokal et Rohlf, 1969) après un test

préalable de l'homogénéité des variances résiduelles.

RESULTATS

- Le cycle de reproduction

On observe une forte similarité de la courbe des variations de l'indice gonadique lors des trois années d'étude (fig. 1). Le cycle de reproduction peut se résumer ainsi :

. Le développement de la gonade débute en mars-avril et l'indice gonadique atteint sa valeur maximale à la fin du mois de juin ;

. une première ponte est observée dans la population à la fin du mois de juin ou au début du mois de juillet, lorsque l'eau de mer atteint la température de 18°C. Cette ponte ne concerne qu'une partie de la population, de 40 % à 60 % des individus selon les années

. une deuxième ponte est observée durant la deuxième quinzaine du mois de juillet. Elle concerne cette fois la totalité de la population ;

. une troisième période de ponte de beaucoup plus faible amplitude peut-être observée certaines années dans le courant du mois d'août comme en 1987, elle concerne également la totalité de la population ;

. dès le mois de septembre l'activité reproductrice semble disparaître, et l'indice gonadique n'augmente à nouveau qu'au mois de mars de l'année suivante.

- La fécondité potentielle exprimée en poids

Le tableau 1 présente pour les trois années d'étude les équations liant le poids de la coquille au poids de la partie femelle de la gonade séchée pour chaque prélèvement choisi pour le calcul de la fécondité potentielle. Les figures 2, 3 et 4 illustrent le calcul réalisé pour la première ponte de l'année 1985. Le 18 juin la population est composée exclusivement d'individus matures n'ayant pas encore pondu (fig. 2). Les points correspondants aux couples poids de coquille/poids de la partie femelle de la gonade sont régulièrement répartis autour de la droite d'ajustement. Lors du prélèvement suivant, le 24 juin, la population se divise en deux groupes : les individus qui n'ont pas pondu sur la droite supérieure et sur la droite inférieure, les individus qui ont émis des gamètes entre les deux prélèvements (fig. 3). Par différence des équations correspondant à la pré-ponte et à la post-ponte (tabl. 1), nous obtenons la courbe des pertes de poids lors de la première ponte (fig. 4). Pour chaque ponte identifiée dans le milieu, ce calcul a été réalisé. Une sommation des pertes de poids lors de chaque ponte enregistrée durant la saison de reproduction permet d'obtenir la fécondité potentielle totale par année. En réalité puisque la première ponte ne concerne qu'une partie de la population, il y a pour chaque année deux courbes de fécondité. La figure 5 représente pour 1986 ces deux courbes qui correspondent aux individus qui ont pondu une fois et à ceux qui ont pondu à deux reprises. Dans la zone de validité du modèle les deux courbes s'entrecroisent et divergent peu, il est donc possible de considérer que la fécondité individuelle pour une année n'est pas une fonction du nombre de pontes.

Les courbes ainsi obtenues sont représentées sur la figure 6. Elles forment un faisceau conérent. La divergence observée en 1987 pour les fortes valeurs du poids de la coquille est difficilement analysable. En effet, peu d'individus sont représentés pour des poids de coquille supérieur à 110 grammes et le type d'ajustement utilisé tend à augmenter les écarts pour les fortes valeurs du poids de la coquille.

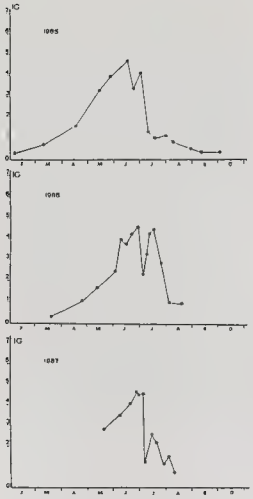


Figure 1 : Variations de l'indice gonadique (IG) au cours des trois années d étude

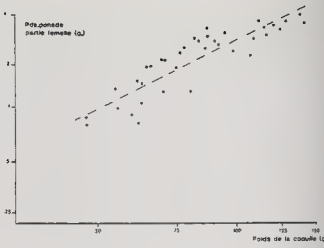


Figure 2 : Ajustement en pré-ponte (18 juin 1985).

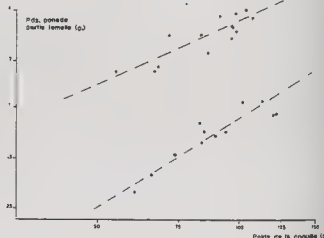


Figure 3 : Ajustements réalisés après la première ponte (24 juin 1985).

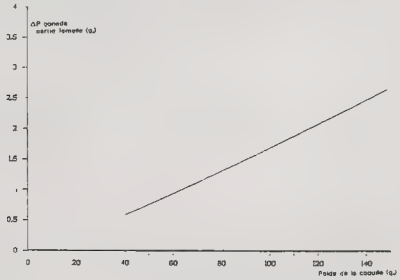


Figure 4 : Fécondité potentielle exprimée en poids, lors de la première ponte en 1985.
$(y = (0,0078 \times x^{1,208}) - (0,0009 \times x^{1,497}))$

Tableau 1 Equations linéaires liant le logarithme du poids de la partie femelle de la gonade séchée (Y) au logarithme du poids de la coquille sèche (X) (* pente significativement différente de 1, $p<0.05$)

DATE	POSITION DU PRELEVEMENT	EQUATION	r	EFFECTIF	Ecart-Type Pente	Ecart-Type Ord origine
10/6/85	Avant la première ponte	Y=1,205* X-4,077	0,898	38	0,113	0,500
24/6/85	Après la première ponte	Y=1,487* X-7,057	0,918	12	0,204	0,918
11/7/85	Avant la deuxième ponte (jamais pondu)	Y=1,208 X-4,302	0,742	25	0,227	0,888
11/7/85	Avant la deuxième ponte (déjà pondu)	Y=0,813 X-4,317	0,765	8	0,271	1,234
18/7/85	Après la deuxième ponte	Y=1,207 X-6,544	0,708	52	0,102	0,815
30/6/86	Avant la première ponte	Y=1,439* X-5,574	0,905	44	0,105	0,471
5/7/86	Après la première ponte	Y=0,881 X-4,483	0,571	13	0,382	1,878
25/7/86	Avant la deuxième ponte (jamais pondu)	Y=1,180 X-4,288	0,771	68	0,281	1,181
25/7/86	Avant la deuxième ponte (déjà pondu)	Y=0,852 X-4,221	0,787	23	0,383	0,792
5/8/86	Après la deuxième ponte	Y=1,759* X-6,700	0,833	34	0,208	0,872
5/7/87	Avant la première ponte	Y=1,277 X-5,001	0,486	20	0,571	2,490
8/7/87	Après la première ponte	Y=1,288 X-6,587	0,421	18	0,884	3,004
23/7/87	Avant la deuxième ponte (jamais pondu)	Y=1,495* X-5,775	0,704	8	0,570	2,467
23/7/87	Avant la deuxième ponte (déjà pondu)	Y=2,002* X-9,376	0,774	15	0,473	2,053
29/7/87	Après la deuxième ponte	Y=1,205 X-6,185	0,715	18	0,284	1,274
5/8/87	Avant la troisième ponte	Y=1,813* X-8,378	0,909	30	0,157	0,839
13/8/87	Après la troisième ponte	Y=1,205 X-8,582	0,321	18	0,528	2,274

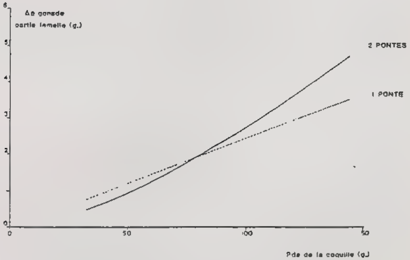


Figure 5 Courbes de fécondité potentielle en poids pour 1986
(- - - individus ayant pondu une fois,
$y = (0,0137 * x^{1.180}) - (0,0002 * x^{1.769})$)
(——— individus ayant pondu à deux reprises;
$y = (0,0038 * x^{1.439}) - (0,0113 * x^{0.881})$
$+ (0,0147 * x^{0.852}) - (0,0002 * x^{1.769})$)

- La fécondité potentielle exprimée en nombre d'oeufs émis

Afin de convertir la fécondité exprimée en poids en nombre d'ovocytes émis, un ajustement linéaire de la perte de poids lors de la ponte et du nombre d'ovocytes recueillis à partir des pontes obtenues en écloserie, a été réalisé (fig. 7). La perte de poids lors de la ponte d'un individu ne peut être connue directement puisque le poids sec de la partie femelle avant ponte ne peut être déterminé. Nous avons donc utilisé une valeur théorique calculée à partir du poids de la coquille et des courbes d'ajustement en pré-ponte présentées précédemment. La pente de la droite d'ajustement est de 10.38 si la perte de poids est exprimée en gramme et le nombre d'ovocytes en millions, ce qui correspond à un poids moyen de l'ovocyte de 96 ng. L'ordonnée à l'origine n'est pas significativement différente de zéro.

La fécondité potentielle par classe d'âge est calculée en utilisant le poids moyen de la coquille pour une classe d'âge donnée durant la période de reproduction. Le tableau 3 donne pour les trois années d'étude, la fécondité par classe d'âge estimée. Pour les classes 2, 3 et 4 qui constituent la presque totalité de la population, la fécondité potentielle ne diffère pas d'une année à l'autre. Les différences observées pour les individus les plus âgés doivent être interprétées avec précaution puisqu'il s'agit d'une zone du modèle où peu d'individus sont échantillonnés.

DISCUSSION

Le calcul de la fécondité tel qu'il est présenté dans ce travail est rendu possible grâce à une fréquence élevée d'échantillonnage. En effet, si à partir des données obtenues pour les trois années d'étude nous simulons un échantillonnage mensuel durant la période estivale, la fécondité potentielle sera sous-évaluée d'environ 50 %. Malgré la maille temporelle serrée utilisée dans ce travail la fécondité est toujours estimée par défaut. En effet, une poursuite de la gamétogénèse après l'échantillonnage utilisé comme référence de pré-ponte ou une nouvelle maturation déjà amorcée lors de l'échantillonnage de post-ponte sont des biais qui ne peuvent être totalement annulés même avec une fréquence élevée d'observation.

Dans ce travail une relation de type $y = b.x^a$ a été utilisée pour lier le poids de la partie femelle de la gonade séchée au poids de la coquille car elle offre un meilleur ajustement des valeurs observées au modèle qu'un ajustement du type $y = a.x+b$, de plus Ricker (1979) signale qu'une transformation logarithmique des variables permet de respecter les hypothèses principales concernant la distribution des résidus. Dans tous les cas (17 ajustements) le coefficient de corrélation est significativement différent de zéro ($p < .05$). L'exposant de la fonction est significativement différent de un pour les dix autres. Ainsi une allométrie majorante du poids de la gonade par rapport au poids de la coquille, si elle existe, n'est démontrée que pour une partie des prélèvements.

La relation entre la perte de poids lors de la ponte et le nombre d'ovocytes recueillis est très hautement significative ($p < .001$), elle donne un poids moyen de l'ovocyte à l'émission de 96 ng ce qui est conforme aux valeurs observées chez *Mytilus edulis* dont les ovocytes sont de taille comparable (Bayne et al., 1978 ; Sprung, 1983 ; Aldana aranda, 1985).

La fécondité potentielle de la coquille Saint-Jacques estimée dans ce travail est très élevée. Les données de la littérature concernant d'autres bivalves ovipares montrent généralement des valeurs beaucoup plus faibles. Pour *Mytilus edulis* des valeurs maximales

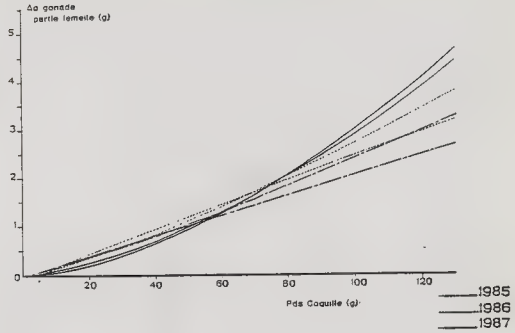


Figure 8 : Ensemble des courbes de la fécondité potentielle obtenues au cours des trois années d'étude

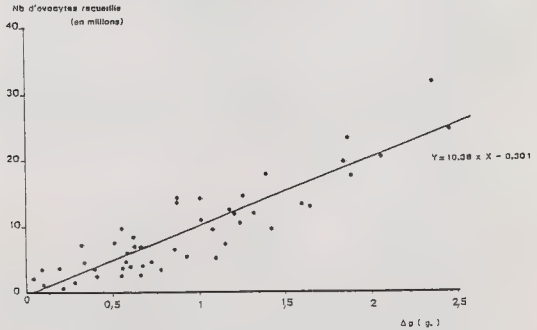


Figure 7 : Relation entre le nombre d'ovocytes recueillis et la perte de poids lors de la ponte

ne dépassant pas 10 millions d'ovocytes émis sont généralement rapportées (Field, 1909 ; Mateeva, 1948 ; Bayne et al., 1975, 1978). Kristensen (1957) rapporte pour *Cardium edule* des valeurs allant de 5 600 à 52 000 ovocytes pour des individus ayant une longueur de coquille variant de 19 à 38 millimètres. *Pecten maximus* se rapproche cependant de *Placopecten magellanicus* pour lequel Langton et al., (1987) notent des valeurs de l'ordre de 10 et 20 millions d'ovocytes émis pour des individus âgés respectivement de 3 et 4 ans. Toutefois, *Placopecten magellanicus* est une espèce à sexes séparés, il faut donc diviser les valeurs citées précédemment par deux pour obtenir l'ordre de grandeur de la fécondité moyenne par individu dans le cas où le sex-ratio est de 1.

L'état des connaissances concernant la démographie de la population de *Pecten maximus* en baie de Saint-Brieuc autorise une estimation de la fécondité potentielle globale de la population. La figure 8 (Fifas, à paraître) présente pour 1986 et 1987 le nombre d'individus exprimé en millions constituant chaque classe d'âge. Le profil est typique d'une population à fort taux d'exploitation avec décroissance exponentielle du nombre d'individus en fonction de l'âge. En appliquant les valeurs calculées de la fécondité potentielle à la structure démographique de la population, la fécondité potentielle globale de la population est obtenue en nombre d'ovocytes émis au cours d'une année (tableau 3). La fécondition potentielle de la population varie peu entre les deux années d'étude. La modification de la structure démographique au profit de la classe 2, permet de contrebalancer, en terme de fécondité, la diminution du nombre d'individus âgés. Ce calcul met en évidence la fragilité d'un stock tel que celui de la baie de Saint-Brieuc où 80 % de la fécondité potentielle est supporté par seulement deux classes d'âge, et dont le recrutement est fortement fluctuant (Dao, 1985 ; Boucher et al., 1984 ; Paulet et al., 1986). Deux années successives de recrutement faible ou quasi-nul comme il en a pû être observé en baie de Saint-Brieuc (Dao, 1985) peuvent amener la fécondité à un niveau si bas que le recrutement suivant en soit compromis.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Christophe Halary et Yvon Royer du Comité d'Expansion Economique des Côtes du Nord pour leur aide lors des dragages en baie de Saint-Brieuc.

Nous remercions également l'équipe "Diversification Mollusques" du Centre IFREMER de Brest, pour son aide lors des expérimentations à l'écloserie d'Argenton.

Cette recherche, financée par l'IFREMER (contrats 1986 et 1987), s'inscrit dans le Programme National sur le Déterminisme du Recrutement de la coquille Saint-Jacques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALDANA ARANDA, D., 1985. Croissance et composition chimique élémentaire des larves de Mytilus edulis, en relation avec la nourriture fournie : algues monocellulaires et bactéries. Thèse 3e cycle, U.B.O. Brest : 117 p.

ANTOINE, L., 1979. La croissance de la coquille Saint-Jacques (Pecten maximus) et ses variations en mer Celtique et en Manche. Thèse 3e cycle, U.B.O. Brest : 148 p.

ANTOINE, L., ARZEL, P., LAUREC, A. et MORIZE, E., 1976. La croissance de la coquille Saint-Jacques (Pecten maximus) dans les divers gisements français . Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer, 175 : 85-90.

BAIRD, R.H., 1966. Notes on an escalop (Pecten maximus) population in Holyhead harbour. J. mar. Biol. Ass. U.K., 46 : 33-47.

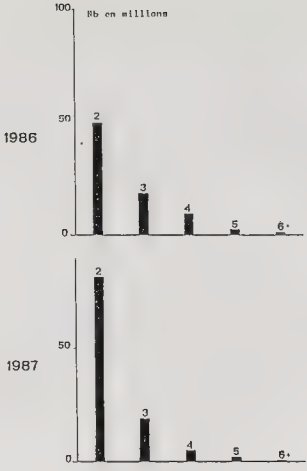


Figure 8 : Structure de la population de *Tecten maximus* en baie de Saint Brieuc (1986,1987). (IFREMER, A paraître)

Tableau 2 : Fécondité potentielle par classe d âge exprimée en millions d'ovocytes émis.

	1985	1986	1987
Classe 2	13 5	14 7	13 29
Classe 3	18 5	23.4	22.08
Classe 4	22 0	25 0	29 44
Classe 5	25 0	28 5	35 84
Classe 8	28 7	30 5	38 28

Tableau 3 : Fécondité potentielle de la population en 1986 et 1987 (10^{12} ovocytes émis) et contribution de chaque classe d âge

	1986	%	1987	%
CLASSE 2	7 18	46	10 82	62
CLASSE 3	4.27	28	4.14	24
CLASSE 4	2 40	16	1 38	7
CLASSE 5	0 74	5	0 82	5
CLASSE 8	0 44	3	0 38	2
TOTAL	15 02		17 51	

BAYNE, B.L., GABBOTT, P.A., et WIDDOWS, J., 1975. Some effects of stress in the adult on the eggs and larvae of Mytilus edulis. J. mar. Biol. Ass. U.K., 55 : 675-689.

BAYNE, B.L., HOLLAND, D.L., MOORE, M.N., LOWE, D.M. et WIDDOWS, J., 1978. Further studies on the effects of stress in the adult on the eggs of Mytilus edulis. J. mar. Biol. Ass. U.K., 58 : 825-842.

BOUCHER, J., ARZEL, P et BUESTEL, D., 1984. Causes probables des variations du recrutement de la coquille Saint-Jacques identifiées en baie de Saint-Brieuc (1975-1982). In : Déterminisme du recrutement, Séminaire de Nantes 2-4 juillet 1984. Publication IFREMER DRV 85-01/D-II 23.

BOUCHER, J., 1985. Caractéristiques dynamiques du cycle vital de la coquille Saint-Jacques (Pecten maximus). Hypothèses sur les stades critiques pour le recrutement. CIEM C.M. 1985/K23.

BUESTEL, D., et LAUREC, A., 1976. Croissance de la coquille Saint-Jacques (Pecten maximus) en rade de brest et en baie de Saint-Brieuc. Haliotis, 5 : 173-177.

BUESTEL, D., COCHARD, J.C., et GERARD, A., 1982. Production artificielle de naissain de coquilles Saint-Jacques Pecten maximus L. Premiers résultats en rade de Brest. Vie Marine, 4 : 24-28.

DAO, J.C., 1985. Evaluation de la biomasse des reproducteurs et des recrues du stock de coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc. In : Déterminisme du Recrutement Séminaire de Nantes, 2-4 juillet 1984, Publication IFREMER DRV 85-01 D-II 34.

DICKIE, L.M., 1955. Fluctuations in abundance of the giant scallop Placopecten magellanicus (Gmelin) in the Digby area of the bay of Fundy. J. Fish. Res. Bd. Canada. 12(6) : 787-852.

DUPOUY, H., DE KERGARIOU, J., LA TROUITE, D., 1983. L'exploitation de la coquille St-Jacques Pecten maximus L. en France. 2ème partie : évaluation et gestion du stock de la baie de Saint-Brieuc. Sciences et Pêches. Bull. ISTPM n° 331, 1983 : 3-11.

FIELD, I.A., 1909. The food value of the sea mussel. Bull. U.S. Bur. Fish., 29 : 85-128.

GRUFFYDD, L.D. et BEAUMONT, A.R., 1970. Determination of the optimum concentration of eggs and spermatozoa for the production of normal larvae in Pecten maximus (Mollusca, Lamellibranchia). Helgoländer wiss. Meeresunters, 20 : 486-497.

KRISTENSEN, J., 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden sea. Archs. neerl. Zool., 12 : 351-453.

LANGTON, R.W., ROBINSON, W.E., et SCHICK, D., 1987. Fecundity and reproductive effort of sea scallops Placopecten magellanicus from the gulf of Maine. Mar. Ecol. Prog. Ser., 37 : 19-25.

LOOSANOFF, V.L. et DAVIS, H.C., 1963. Rearing of bivalve molluscs. Adv. Mar. Biol., 1 : 1-136.

MAYRAT, A., 1964. Croissance et développement chez les crustacés. Leur étude biométrique. Mémoire IFAN n° 77, réunion de C.S.A. sur les crustacés. Zanzibar : 500-648.

MATEEVA, T.A., 1948. The biology of Mytilus edulis L. in eastern Murman. Trudy murmansk. biol. Inst., 1 : 215-241.

OLSEN, A.M., 1955. Underwater studies on the Tasmaniam commercial scallop Notovola meridionalis (Tate). Aust. J. mar. freshwat. Res., 6 : 392-409.

PAULET, Y.M., LUCAS, A., et GERARD, A., 1986. Reproduction strategy of two populations of Pecten maximus. Advances in Invertebrate reproduction. Porchet, M., Andries, J.C., et Dhainaut, A., éditeurs. 4:535 (abstract).

RICKER, W.E., 1973. Linear regression in fishery research. J. Fish. Res. Board Can., 30 : 409-434.

RICKER, W.E., 1979. Growth rate models. In : Fish Physiology, ed. W.S. Hoar et al., 8 : 677-743.

SOKAL, R.R., et ROHLF, F.J., 1969. Biometry (2nd edition 1981). San Fransisco, W.H. Freeman and Company : 859 p.

SPRUNG, M., 1983. Reproduction and fecundity of the mussel Mytilus edulis at Helgoland (North sea). Helgoländer wiss. Meeresunters, 36 : 243-255.

HALIOTIS, 19 (1989) : 287-297.

ETUDE CYTOLOGIQUE DE LA PARTIE FEMELLE DE LA GONADE DE *PECTEN MAXIMUS* RECOLTE EN BAIE DE St-BRIEUC

1. CARACTERISTIQUES ULTRASTRUCTURALES DES TISSUS SOMATIQUES

par

Germaine DORANGE, Yves-Marie PAULET, Marcel LE PENNEC

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 29287 BREST Cedex

ABSTRACT - CYTOLOGICAL STUDY OF THE FEMALE PART OF THE GONAD OF *PECTEN MAXIMUS* FROM THE BAY OF ST BRIEUC.
1. ULTRASTRUCTURAL CHARACTERISTICS OF THE SOMATIC TISSUE.

An ultrastructural study was carried out on the somatic tissue of the female gonad of *Pecten maximus*. The gonad is covered by an epithelium of variable complexity depending on area of the organ. It is composed of three types of cells : cells with microvilli, ciliated cells and mucocyts. The epithelium rests on connective tissue in which four types of cells have been distinguished : macrophagic hemocyts, fibroblasts, smooth muscular cells and vacuolated cells with dense granules. The interstitial connective tissue supporting the acini shows the same characteristics. It is of variable thickness depending on maturation stage of the gonad. The function of hemocyts, observed in different zones of the gonad, was examined. The ultrastructural characteristics of the epithelium lining of the gonoducts are succintly studied.

RESUME :

Une description ultrastructurale des tissus somatiques de la gonade de *Pecten maximus* a été réalisée pour la partie femelle. L'épithélium externe du tégument est de complexité variable selon les zones considérées. Trois types de cellules ont été différenciées en surface. Ce sont des cellules à microvillosités,des cellules ciliées et des mucocytes. Ce tissu épithélial repose sur une couche de tissu conjonctif où quatre catégories cellulaires ont pu être discernées : hémocytes de type macrophagique, fibroblastes, cellules musculaires lisses, cellules vacuolaires à un ou plusieurs globules denses. Le tissu conjonctif délimitant les acini présente des caractéristiques ultrastructurales équivalentes. Son épaisseur varie selon l'état de maturation de la gonade. Le rôle des hémocytes observés à divers endroits de la gonade est évoqué. Une brève description ultrastructurale des cellules épithéliales des gonoductes est réalisée.

Mots clés : Ultrastructure - Tissus somatiques - Gonade - *Pecten maximus*

Key-words : Ultrastructure - Somatic tissue - Gonad - *Pecten maximus*.

INTRODUCTION

Pour des motifs essentiellement économiques, on constate depuis ces dernières années un vif intérêt pour plusieurs espèces de Pectinidae. C'est le cas par exemple pour *Placopecten magellanicus* au Canada, *Patinopecten yessoensis* au Japon, *Argopecten irradians* aux U.S.A et *Pecten maximus* aux Iles Britanniques, en Espagne, en Norvège et en France où les fluctuations du recrutement de cette espèce sont l'objet d'études approfondies pluridisciplinaires qui s'inscrivent dans le Programme National sur le Déterminisme du Recrutement (P.N.D.R.).

Bien que les recherches entreprises en biologie, dans le cadre du P.N.D.R., soient à but finalisé, elles nécessitent, en amont, des études à caractère fondamental. Parmi celles-ci, la connaissance des cellules sexuelles de la coquille Saint-Jacques et de

leur environnement gonadique, qui n'a fait jusqu'à présent l'objet d'aucune description ultrastructurale détaillée, est celle que nous avons tenté d'approfondir.

A partir d'individus prélevés en mer tout au long de l'année, nous avons réalisé une étude ultrastructurale de la partie femelle de la gonade. Les résultats obtenus vont nous permettre de décrire les divers tissus somatiques de cet organe et leur modification temporelle. L'évolution ultrastructurale de la lignée germinale femelle sera décrite ultérieurement.

MATERIEL ET METHODES

Des échantillons de *Pecten maximus* ont été régulièrement prélevés en baie de St Brieuc pendant l'année 1986.

Des inclusions en paraffine ont été réalisées pour une étude topographique générale de la partie femelle de la glande génitale. Dans ce but, certaines coupes ont été colorées par un Trichrome de Masson, tandis que d'autres ont été traitées par imprégnation argentique, selon Gomori (d'après Gabe, 1968), pour la mise en évidence de la réticuline.

En vue d'une étude ultrastructurale, les spécimens ont subi une double fixation au glutaraldéhyde à 2,5 % en tampon cacodylate de sodium 0,2M, pH 7,3, ajusté à 1300 mosm par NaCl - tetroxyde d'osmium à 1 % dans ce même tampon. L'inclusion a été réalisée dans la résine de Spurr. Des coupes semi-fines et ultra-fines ont été effectuées à l'ultramicrotome Reichert OMU3.

Les coupes semi-fines ont été colorées au bleu de toluidine. Les coupes ultra-fines ont été contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb. Ces dernières ont été observées au microscope JEOL 100 CX.

RESULTATS

Observée sur coupe transversale en microscopie photonique (pl. 1, fig. 1), la glande génitale de ce bivalve hermaphrodite simultané apparaît limitée par un tégument plissé par endroits. Ce dernier est constitué d'un épithélium externe de revêtement reposant sur une basale qui le sépare du tissu conjonctif sous-jacent. Ce tissu s'infiltre parfois vers l'intérieur de la gonade sous forme de travées interstitielles.

Dans cette glande acineuse, en grappes, les acini occupent la majeure partie de l'espace gonadique et le tissu interstitiel est réduit. Les acini s'ouvrent dans des conduits évacuateurs limités par un épithélium cilié.

1. Le tégument

- L'épithélium externe de revêtement

Généralement de type simple et cubique, l'épithélium est légèrement plissé à l'extrémité distale de la gonade (pl. 1, fig. 2). Il présente au contraire de fréquentes et profondes invaginations dans les zones plus proches de la partie mâle de la glande (pl. 1, fig. 3). En outre, sa structure est plus complexe par endroits. La microscopie électronique met en effet en évidence la présence dans certaines zones de plusieurs assises cellulaires (pl. 1, fig. 3). Les assises basales du tissu épithélial, alors pseudostratifié, correspondent vraisemblablement à des cellules indifférenciées ou intermédiaires, au cytoplasme dense et réduit, ou encore à des cellules de transit (pl. 1, fig. 3).

Les cellules superficielles comme celles que l'on peut observer au niveau des zones simples sont unies par des jonctions. Elles peuvent être classées en trois catégories : les cellules à microvillosités, les cellules ciliées et les mucocytes.

.Les cellules à microvillosités (pl. 1, fig. 4) constituent l'essentiel de l'épithélium. Leurs microvillosités, triangulaires en coupes transversales, sont longues de 1 à 2 µm. Elles sont reliées entre elles, à leur extrémité distale, par une frange fibrillaire sous laquelle s'observe un glycocalyx (pl. 1, fig. 4). Le noyau, dense aux électrons et ovoïde, en position moyenne ou basale, montre une hétérochromatine essentiellement marginale. Les divers organites cytoplasmiques, mitochondries, réticulum endoplasmique, appareil de Golgi, ainsi que des grains denses et de petites vacuoles au contenu modérément contrasté, sont disséminés entre des vacuoles optiquement vides. Celles-ci sont nombreuses et parfois volumineuses puisqu'elles peuvent atteindre 3 à 3,5 µm de diamètre.

.Les cellules ciliées sont ponctuellement présentes (pl. 1, fig. 5). Leur cytoplasme est clair et leur noyau apparaît moins contrasté que celui des cellules à microvillosités (pl. 1, fig. 3). A l'apex, de longs cils sont disséminés entre les microvillosités. Des mitochondries de grande taille, des vacuoles au contenu hétérogène, des inclusions denses, sont abondamment réparties entre les racines ciliaires. Le réticulum endoplasmique et quatre à cinq dictyosomes sont également visibles au sein de leur cytoplasme.

.Les mucocytes sont présents entre les deux autres catégories de cellules. L'aspect caliciforme typique peut être observé (pl. 1, fig. 6). Ils sont parfois remplis de grains de mucus qui apparaissent sous forme de grosses inclusions claires aux électrons. Leur cytoplasme basal est riche en réticulum endoplasmique granuleux et en dictyosomes. Leur noyau est généralement basal. Des mitochondries et du réticulum endoplasmique sont parfois discernables entre les grains de mucus.

Ces diverses cellules épithéliales reposent sur une basale, présentant, par endroits, de profondes indentations (pl. 2, fig. 1).

- Le tissu conjonctif périgonadique

Le tissu conjonctif sous-jacent à l'épithélium, épais, apparaît complexe. Il est constitué d'un matériel fibrillaire abondant correspondant essentiellement à des fibres de collagène parmi lesquelles on reconnaît, après coloration spécifique sur coupes en paraffine, des fibres de réticuline argyrophiles.

Au sein de ce matériel fibrillaire, on observe de nombreuses enclaves de grains denses, fréquentes notamment à proximité de la basale (pl. 2, fig. 1). En outre, diverses catégories cellulaires ont pu y être discernées dont :

- Des cellules de forme irrégulière, caractérisées par de longues expansions cytoplasmiques, un réticulum endoplasmique lisse abondant, un petit noyau à chromatine souvent condensée en grosses mottes. Leur cytoplasme possède des vacuoles et des grains denses hétérogènes. Ces cellules montrent des caractères ultrastructuraux comparables à ceux des cellules hémocytaires à fonction macrophagique. Elles sont surtout observées près de l'épithélium ainsi qu'au contact des acini ou des sinus hémolymphatiques (pl. 2, fig. 1, 2).

- Des fibroblastes dont le noyau, généralement allongé ou ovalaire, présente une chromatine en petites mottes ou sous forme d'un mince liseré périphérique. Le cytoplasme peu abondant est dense (pl. 2, fig. 2).

- Des volumineuses cellules vacuolaires, plus rares que les deux catégories cellulaires précédentes, se retrouvent aussi dans le tissu conjonctif interstitiel (pl. 2, fig. 4). Elles possèdent généralement un ou plusieurs corps denses, parfois volumineux. D'intenses phénomènes d'endocytose sont observables sur leur pourtour où la membrane plasmique présente de multiples inveginations.

- Des cellules musculaires lisses sont également réparties au sein du matériel conjonctif. Leurs myofibrilles sont souvent observées sur les coupes (pl. 2, fig. 1).

2. Le tissu conjonctif interstitiel

Il présente les mêmes types de fibres et de cellules que le tisau conjonctif périgonadique. Son aspect et son épaisseur sont variables selon la période du prélèvement. En hiver, quand la gonade est vide, le tissu interstitiel est épais et vacuolisé. Ses contours sont très plissés (pl. 2, fig. 4). En revanche, dans les gonades matures, il est étroit et presque rectiligne. Ses limites sont plus denses au contact de l'épithélium germinatif (pl. 2, fig. 5).

3. Les sinus hemolymphatiques et les hémocytes

Aisément discernables macroscopiquement sur des gonades matures, les sinus de l'hémolymphe sont observables en coupe transversale sous le tissu conjonctif périgonadique (pl. 2, fig. 3). Au niveau de ces sinus, le tégument présente fréquemment des replis (pl. 1, fig. 1). On les retrouve le long des travées interstitielles et à la périphérie des conduits évacuateurs.

Légende de la Planche 1 :

Figure 1 - Coupe transversale de gonade mature après inclusion en paraffine. On note les contours irréguliers du tégument (Teg) constitué d'un épithélium externe de revêtement (E) reposant sur une couche conjonctive (TC). Sous le tégument, les sinus hémolymphatiques (SH) sont visibles. (A) : acini remplis d'ovocytes (Ov), (G) : gonoductes, (TCi) : travées conjonctives interstitielles.

Figure 2 - L'épithélium externe (E) légèrement plissé, simple et cubique observé au M.E.T. (CMv) : cellules à microvillosités, (Mv) : microvillosités, (N) : noyau, (LB) : lame basale irrégulière, (TC) : tissu conjonctif.

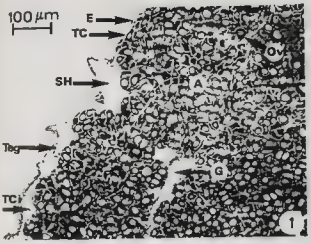
Figure 3 - Zone plus complexe de cet épithélium. Plusieurs assises cellulaires sont visibles. (CC) : cellules ciliées claires en surface parmi les cellules à microvillosités (CMv). Noter l'abondance de vacuoles (V). (CTr) : cellules probablement de transit, (Ci) : cellules indifférenciées ou jeunes, (C) : cils, (Mv) : microvilli.

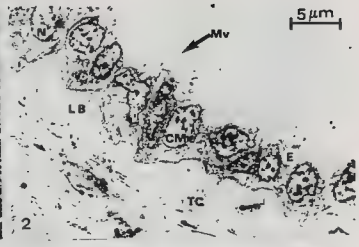
Figure 4 - Détail d'une cellule à microvillosités (CMv). Trame fibrillaire dense (⟍⟋) à l'apex des microvilli (Mv), (Gl) : glycocalyx, (M) : mitochondries, (N) : noyau, (V) : vacuoles, (Gr) : grains denses.

Figure 5 - Pôle apical d'une cellule ciliée (CC). (C) : cils, (Mv) : microvilli, (RC) : racines ciliaires, (D) : dictyosome, (M) : mitochondries, (V) : vacuoles au contenu hétérogène (Gr) : grains denses.

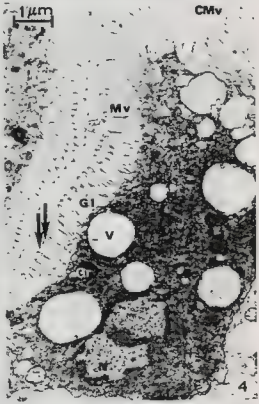
Figure 6 - Mucocyte à aspect calciforme typique (M). (GM) : grains de mucus, (N) : noyau, (J) : système jonctionnel.

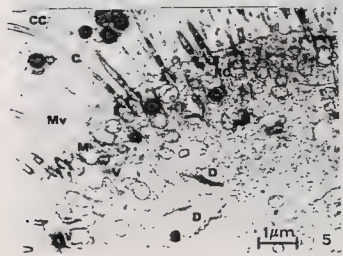
Planche 1

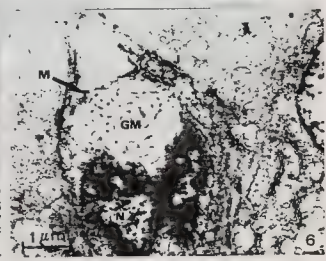

100 µm
E
TC
Ov
SH
A
Teg
G
TC
1


5 µm
N
Mv
LB
CMv
E
TC
2

5 µm
C
CC
Mv
CC
V
N
CT
Cl
3


1µm
CMv
Mv
Gl
V
Gl
N
4


CC
C
Mv
M
V
D
D
1µm
5


M
GM
N
1µm
6

Les hémocytes épars ou aggrégés (pl. 2, fig.3 et 3bis) sont visibles dans leur lumière. Parmi ceux-ci, il est possible d'identifier les cellules hémocytaires à fonction macrophagique précédemment rencontrées dans le tissu périphérique et qui émettent de longs pseudopodes. En outre, des "macrophages" sont également présents dans les acini parmi les débris de la lyse ovocytaire, après les pontes (pl. 2, fig. 6) et en période hivernale quand la gonade est quasiment vide (pl. 2, fig. 7). Ils sont aussi visibles à la jonction acinus-conduit évacuateur en période d'atrésie des gamètes (pl. 2, fig. 8).

4. Les acini

Les acini ont l'aspect d'ampoules s'ouvrant sur un conduit évacuateur (pl. 3, fig. 1). Sur leurs pourtours, délimités par le tissu conjonctif interstitiel, on peut aisément discerner, selon les périodes de prélèvement, les gamètes aux différents stades d'évolution.

5. Les conduits évacuateurs

Leur épithélium de revêtement est simple et prismatique (pl. 3, fig. 3). Il repose sur une lame basale qui décrit de nombreuses circonvolutions à la jonction acinus - gonoducte, puis présente, par place, de multiples indentations (pl. 3, fig. 2).

Légende de la Planche 2 :

Figure 1 – Tissu conjonctif périgonadique (TC) sous la lame basale (LB) indentée de l'épithélium externe (E). (C) : fibres de collagène, (Gr) : enclaves de grains denses, (FM) : fibres musculaires, (HM) : expansions cytoplasmiques d'hémocytes de type macrophagique.

Figure 2 – Tissu conjonctif (TC) en contact avec un acinus (A). (F) : fibroblaste, (FM) : fibres musculaires, (HM) : hémocyte macrophagique.

Figure 3 – Tissu conjonctif (TC) au contact d'un sinus hémolymphatique (SH). (HM) : hémocytes aggrégés dans la lumière du sinus.

Figure 3bis - Aggrégat d'hémocytes (HM) dans la lumière d'un sinus hémolymphatique, sur une coupe semi-fine.

Figure 4 – Tissu conjonctif interstitiel (TCi) dilaté, d'un prélèvement d'hiver. Ses contours plissés (\\\ ) délimitent les acini (A). Noter la présence d'une cellule vacuolaire (Cv) de grande taille, les nombreuses vacuoles et divers organites. (G) : gonie, (Ov) : jeune ovocyte, (CA) : cellule auxiliaire.

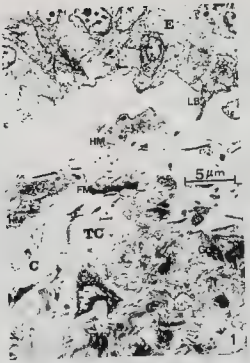
Figure 5 – Tissu conjonctif réduit(TCi) aux contours plus réguliers (\\\ ) sur cet échantillon prélevé en cours de maturation sexuelle. (A) : acinus, (Ov) : ovocyte, (CA) : cellule auxiliaire , (Ovl) : ovocyte lysé, (Ly) : débris de lyse, (N) : noyau.

Figure 6 – Hémocyte macrophagique (HM) dans la lumière d'un acinus après les pontes. (ph) : phagosome, (V) : vacuole, (Ly) : débris de lyse.

Figure 7 – Macrophage dans la lumière d'un acinus en période hivernale. (ph) : phagosome, (L) : inclusions de type lipidique, (Exp) : expansion cytoplasmique, (Tci) : tissu conjonctif interstitiel, (Ov) : portion d'un jeune ovocyte.

Figure 8 – Macrophages (HM) parmi les débris de la lyse (Ly) à la jonction acinus - gonoducte. (A) : acinus, (G) : gonoducte, (E) : épithélium du gonoducte, (C) : cils.

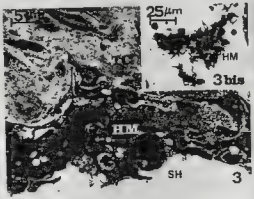
Planche 2

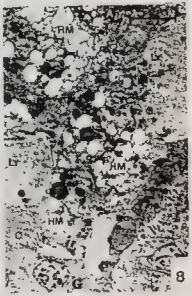

E
LB2
HM
5 µm
FM
TC
C
1

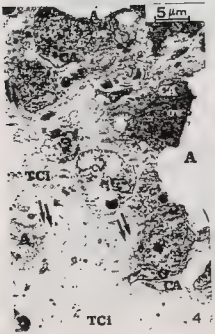
HM
5 µm
6

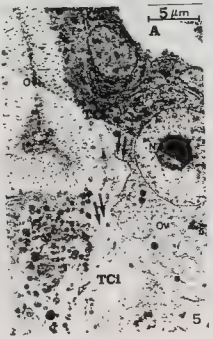
5 µm
PH
TCl
7

5 µm
TC
HM
A
2


5 µm
25 µm
HM
3 bis
HM
SH
3


FM
HM
HM
8


5 µm
A
TCl
A
TCl
4


5 µm
A
Ov
TCl
5

Le tissu épithélial est constitué pour l'essentiel de cellules munies de longs cils entre lesquels il est possible d'observer des microvilli (pl. 3, fig. 3). Leur noyau, aux contours parfois irréguliers, est généralement en position basale. Leur région apicale est riche en mitochondries, en grains denses et en vacuoles. Appareil de Golgi et profils de réticulum sont également représentés.

De place en place, on peut observer des mucocytes typiques (pl. 3, fig. 3).

DISCUSSION - CONCLUSION

Il n'existe que très peu de descriptions approfondies du tégument de la gonade des Pectinidae. Mason (1958, 1983) fait état de l'existence, dans la paroi de la glande génitale de *Pecten maximus*, d'un épithélium reposant sur une couche de muscles. Il signale la présence possible sous cette zone musculaire d'une fine lame de tissu conjonctif, mais n'en donne cependant pas de description détaillée. Au contraire, à partir d'observations effectuées au microscope photonique, Lucas (1965) mentionne l'existence chez *Chlamys varia* d'un important tissu conjonctif sous-épithélial où il distingue trois types de cellules. A notre connaissance, seuls Motavkine et Varaksine (1983) ont réalisé, chez *Patinopecten yessoensis*, une étude ultrastructurale détaillée de la paroi de la gonade.

Grâce à la microscopie électronique, nous avons pu préciser quelques caractéristiques structurales de ce tégument, chez *P. maximus*. Le tissu épithélial de revêtement présente un aspect différent en fonction de sa position topographique dans la glande génitale. Cette variabilité structurale suggère une diversité de fonctions qu'il conviendrait de préciser. Si la fonction mucosécrétrice de cet épithélium est évidente, une aptitude à la dispersion et/ou à la capture de particules est suggérée par la présence, de place en place, de cellules ciliées. En outre, l'observation de nombreuses vacuoles, notamment dans les cellules à microvillosités, permet d'envisager pour ce tissu un rôle d'excrétion et/ou d'absorption. Cette dernière hypothèse paraît corroborée par l'existence de microvillosités à la partie apicale des cellules et par l'aspect plissé de l'épithélium qui traduisent l'existence d'échanges entre le tissu et le milieu extérieur.

L'indentation de la membrane basale, la présence fréquente de cellules de type macrophagique dans la zone immédiatement sous-jacente à l'épithélium, ainsi que l'observation occasionnelle de cellules probablement de transit entre certaines cellules épithéliales, pourraient être en relation avec l'existence de phénomènes de transfert intervenant au niveau du tégument.

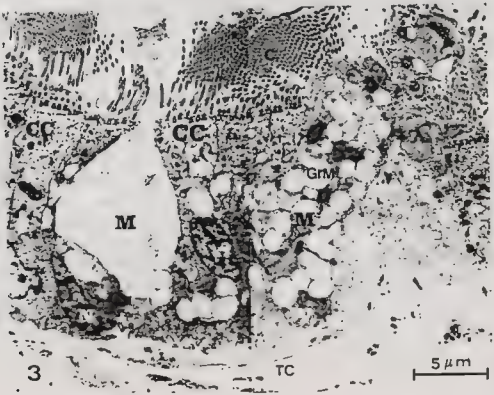
Légende de la Planche 3 :

Figure 1 - Coupe semi-fine d'un acinus (A) apparaissant sous la forme d'une ampoule qui s'ouvre sur un gonoducte (G) limité par un épithélium simple prismatique cilié (E). (Ov) : ovocytes à divers stades de maturité (Ov1) : ovocyte lysé.

Figure 2 - Lame basale (LB) plissée sous l'épithélium (E) des gonoductes, à la jonction acinus - gonoducte (⟍⟍). (TC) : tissu conjonctif.

Figure 3 - Présence de deux mucocytes (M) entre les cellules ciliées (CC) d'un gonoducte sur un prélèvement effectué en période de maturation sexuelle. L'un est vide, l'autre est plein de grains de sécrétion (Grm). (TC) : tissu conjonctif, (E) : épithélium, (N) : noyau, (C) : cils.

Planche 3



On peut également envisager une activité de synthèse pour les cellules ciliées, étant donné la présence de plusieurs dictyosomes, de profils et citernes de réticulum endoplasmique et de vacuoles au contenu hétérogène réparties entre les racines ciliaires.

Le tissu sous-jacent à l'épithélium est, pour la partie femelle de la gonade, de nature essentiellement conjonctive ainsi que l'avait montré Lucas (1965) pour *Chlamys varia*, mais avec cependant la présence de fréquentes cellules musculaires lisses, réparties au sein de ce tissu. Le qualificatif de tissu musculoconjonctif utilisé par Motavkine et Varaksine (1983), pour *Patinopecten yessoensis*, peut donc aussi s'appliquer à *P. maximus*. Il est vraisemblable que ce muscle, ainsi que les structures transversales, assistent les cellules ciliées des conduits évacuateurs lors de l'émission et de la dispersion des gamètes, comme le remarquent Mason (1958, 1983) et Motavkine et Varaksine (1983). Ces derniers envisagent d'ailleurs aussi un rôle des myocytes dans la circulation de l'hémolymphe.

Comme les mollusques bivalves possèdent un système circulatoire semi-ouvert, il est normal de retrouver certains éléments figurés de l'hémolymphe dans les tissus interstitiels de la gonade. Les hémocytes ont été décrits chez plusieurs espèces par divers auteurs, notamment par Cheng (1975). Chez *Pecten maximus*, le premier a les avoir étudiés, sur le plan ultrastructural, est Auffret (1985) qui les classe en deux grands types I et II.

Les hémocytes à fonction macrophagique que nous avons observés à divers endroits de la gonade ont des caractères ultrastructuraux correspondant à ceux décrits comme étant du type II. Ces éléments figurés pourraient correspondre selon Poder (1980) aux hémocytes "quiescents" non impliqués dans des réactions inflammatoires, mais intervenant en réaction à une situation physiologique naturelle telle que la résorption des gamètes non émis.

Il est vraisemblable que les hémocytes bourrés de phagosomes et parfois de lipides, que nous observons dans les acini ou à la jonction acinus - gonoducte, parmi le matériel de lyse ou après l'émission des gamètes, ont un rôle de résorption.

La présence des hémocytes dans le tissu conjonctif, ainsi que celle de cellules vacuolaires qui peuvent correspondre aux "globulocytes" décrits par Motavkine et Varaksine (1983), pourrait être corrélée à une possible redistribution de nutriments, disponibles et assimilables en particulier par les nouvelles générations de gamètes après digestion des reliquats de la lyse. Cheng (1975) a en effet montré que les hémocytes possèdaient diverses enzymes lysosomales et que de telles cellules assuraient plusieurs fonctions, notamment la digestion de nutriments et leur transport. Herlin-Houtteville (1974), dans une étude sur le manteau de *Mytilus edulis*, indique aussi que le matériel de lyse est partiellement repris par des cellules macrophagiques évoluant progressivement en cellules vésiculeuses qui assurent un stockage et une reconversion des métabolites libérés par la lyse. Un rôle similaire pourrait être assuré par les macrophages au niveau des conduits évacuateurs de la gonade.

Quelques caractéristiques ultrastructurales de l'épithélium des gonoductes, pour lequel les données de la littérature sont fragmentaires en dehors de celles de Herry et Le Pennec (1987) et Pipe (1987), ont également pu être précisées au cours de cette étude.

Cette étude ultrastructurale a donc permis d'une part de mieux caractériser les tissus somatiques de la gonade de *Pecten maximus* , d'autre part, de mettre en évidence le rôle probable des hémocytes dans la résorption du matériel libéré par la lyse de certains gamètes et sa redistribution. Elle soulève aussi le problème de l'atrésie ovocytaire et celui des modalités de résorption des reliquats de la lyse des gamètes. Les analyses histochimiques que nous avons entreprises devraient permettre de préciser et confirmer certaines hypothèses émises au cours de cette étude.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Alain LE MERCIER pour les travaux photographiques, Gérard SINQUIN pour sa collaboration technique au microscope électronique et Chantal BELLON-HUMBERT qui nous a communiqué la version française du livre de MOTAVKINE et VARAKSINE.

Cette étude qui s'inscrit dans le P.N.D.R. Coquille Saint-Jacques, a été financée par l'IFREMER (contrats 1986-1987).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUFFRET, M., 1985. Morphologie comparative des types hémocytaires chez quelques Mollusques Bivalves d'intérêt commercial. Doct. Spec. Univ. Brest, 153 pp.

CHENG, T.C., 1975. Lysosomal and other enzyms in the hemolymph of *Crassostrea virginica* and *Mercenaria mercenaria*. Comp. Biochem. Physiol., 52B : 443-447.

GABE, M., 1968. Techniques histologiques. Masson & Cie, Ed. Paris : 1113 pp.

HERLIN-HOUTTEVILLE, P., 1974. Contribution à l'étude cytologique et expérimentale du cycle annuel du tissu de réserve du manteau de *Mytilus edulis* (L.). Thèse Doct. Biol. Univ. Caen, 114 pp.

HERRY, A. & LE PENNEC, M., 1987. Ultrastructure de la gonade d'un Mytilidae hydrothermal profond de la ride du Pacific Oriental. Haliotis, 16 : 295-307.

LUBET, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission de gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 23 : 389-548.

LUCAS, A., 1965. Recherche sur la sexualité des Mollusques Bivalves. Thèse Doct. es Sci. Univ. Brest, 135 pp.

MASON, J., 1958. The breeding of the scallop *Pecten maximus* (L.), in manx waters. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 37 : 653-671.

MASON, J., 1963. Scallop and Queen Fisheries in the British Isles. Fish. News Book Lt. 144pp.

MOTAVKINE, P.A. & VARAKSINE, A.A., 1983. Histophysiologie du système nerveux et régulation de la reproduction chez les Mollusques Bivalves. Ed. Sciences, Moscou, 208 pp. traduit du russe par C. BELLON-HUMBERT. Sous presse Ed. IFREMER.

PIPE, R.K., 1987. Oogenesis in the marine mussel *Mytilus edulis* : an ultrastructural study. Mar. Biol., 95 : 405-414.

RODER, M., 1980. Les réactions hémocytaires inflammatoires et tumorales chez *Ostrea edulis* (L.). Essai de classification des hémocytes des Mollusques Bivalves. Thèse 3e cycle. Univ. Brest, 95 pp.

HALIOTIS, 19 (1989) : 299-314.

ETUDE CYTOLOGIQUE DE LA PARTIE FEMELLE DE LA GONADE DE *PECTEN MAXIMUS* RECOLTE EN BAIE DE SAINT-BRIEUC.

2. OVOGENESE ET LYSE OVOCYTAIRE

par

Germaine DORANGE, Yves-Marie PAULET, Marcel LE PENNEC

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 29287 BREST Cedex

ABSTRACT : CYTOLOGICAL STUDY OF THE FEMALE PART OF THE GONAD OF *PECTEN MAXIMUS* FROM THE BAY OF ST BRIEUC.
2. OOGENESIS AND OOCYTIC LYSIS

An ultrastructural study of oocyte dynamic enabled the specification of the changes which occur during oogenesis in *Pecten maximus*.

"Auxiliary" cells, intimitely associated with the developing oocytes, were observed. Each oocyte becomes associated with a secretory cell. Such cell is characterized by an abundant rough endoplasmic reticulum when vitellogenesis occurs. The contact between these cells and developing oocytes is maintained by a junctional system at which time the vitelline coat is formed.

The "auxiliary" cells appear to play an integral role in vitellogenesis. It is suggested that such cells may be involved in the formation of the vitelline coat. The "auxiliary" cells appear to have also a well developed lysosomal system for breakdown.

Oocytic atresia which in this species, is a continuous phenomenon of variable intensity during the year, is considered. The different processes which cause lysis of oocytes and the release of their contents into the acinar lumen are described.

RESUME :

Un suivi ultrastructural de la dynamique ovocytaire a permis de préciser les modalités de l'ovogénèse chez *Pecten maximus*.

La présence de cellules "auxiliaires", en étroite association avec les ovocytes en cours de vitellogénèse a notamment été mise en évidence. Chaque ovocyte en développement est associé à une cellule sécrétrice caractérisée au moment de la vitellogénèse par un abondant réticulum endoplasmique granuleux. Ces cellules et les ovocytes établissent des systèmes jonctionnels lorsque l'enveloppe vitelline des gamètes est en cours d'élaboration.

La participation de telles cellules à la vitellogénèseest vraisemblable. Leur contribution à l'élaboration de l'enveloppe vitelline des gamètes est suggérée. Ces cellules possèdent, au cours de leur ontogénèse, une capacité morphologique de résorption.

L'atrésie ovocytaire est étudiée. Ce phénomène est continu chez cette espèce, mais avec une intensité variable, pendant toute l'année. Les diverses lésions élémentaires aboutissant à la lyse de l'ovocyte et à sa vidange dans la lumière de l'acinus sont décrites.

MOTS-CLES : Ovogénèse - Dégénérescence ovocytaire - Ultrastructure - *Pecten maximus* - Mollusque bivalve.

KEY WORDS : Oogenesis - Oocytic lysis - Ultrastructure - *Pecten maximus* - Mollusc bivalve.

INTRODUCTION

La littérature fournit de nombreuses données sur l'ovogénèse et surtout la vitellogénèse chez les mollusques gastéropodes, céphalopodes et bivalves. Cependant, chez ces derniers, les espèces étudiées appartiennent essentiellement à deux familles, les Ostreidae et les Mytilidae. Les publications sur les Pectinidae sont, en revanche, moins nombreuses et incomplètes car généralement dépourvues de données ultrastructurales (Coe, 1945 ; Lubet, 1959 ; Reddiant, 1962 ; Lucas, 1965 ; Allarakh, 1979 ; Mason, 1958 et 1983). Mentionnons aussi les travaux de Motavkine et Varaksine (1983) et ceux récents de Lubet et al (1987 a et b).

Les recherches ultrastructurales entreprises sur la gonade de *Pecten maximus* visent à mieux comprendre les mécanismes intimes qui participent à l'élaboration des cellules sexuelles femelles. Cette première étape est en effet décisive pour le développement des larves en raison de la qualité non constante des gamètes expulsés au moment de la reproduction, comme l'indiquent les résultats obtenus en écloseries (Cochard, comm. pers.).

Il s'agit donc de décrire l'évolution ultrastructurale de la lignée germinale femelle et de mettre en évidence les processus qui conduisent à une dérive anormale dans l'évolution des cellules sexuelles femelles et connue sous l'appellation d'atrésie ovocytaire. Ce phénomène est en effet constant pour cette espèce pendant toute l'année, mais avec une intensité variable.

MATERIEL ET METHODES

Des échantillons de gonade de coquilles St Jacques, prélevées en baie de St Brieuc mensuellement, ou chaque semaine pendant la période présumée de pontes, ont été traités selon les techniques classiques de la microscopie électronique. Ils ont subi une double fixation au glutaraldéhyde à 2,5 % en tampon cacodylate 0,2M, pH 7,3 ajusté à 1300 mosm par NaCl-tetroxyde d'osmium à 1 % dans ce même tampon. L'inclusion a été réalisée dans la résine de Spurr. Des coupes semi-fines et ultra-fines ont été effectuées à l'ultramicrotome Reichert OMU3. Les coupes semi-fines ont été colorées au bleu de toluidine. Les coupes ultra-fines ont été constrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb. En outre, une détection des polysaccharides selon la méthode de Thiéry (1967) a été mise en oeuvre sur quelques coupes ultra-fines. L'observation a été réalisée au microscope JEOL 100 CX.

RESULTATS

Contre la paroi interne des acini, les divers stades de différenciation précoce des gamètes femelles, de l'ovogonie aux ovocytes aux premiers stades de la première prophase méiotique, peuvent être aisément discernés, notamment sur les prélèvements de début d'année (pl. 1, fig. 1-5). En outre, de petites cellules "auxiliaires" de cytostructure différente, peuvent être observées (pl. 1, fig. 1, 5-6).

1. Les ovogonies

Les ovogonies primaires sont des cellules allongées qui mesurent de l'ordre de 5 µm de long sur 3 µm de large et dont le rapport nucléo-cytoplasmique est élevé (pl. 1, fig. 1). Leur noyau possède une chromatine condensée en petites mottes et aussi sous forme d'un fin liseré périphérique. Un nucléole y est parfois visible. Par division (pl. 1, fig. 2), elles donnent des ovogonies secondaires qui entrent en méiose. Quelques mitochondries sont visibles dans leur cytoplasme.

2. Les ovocytes prévitellogéniques

Les jeunes ovocytes aux stades leptotène, zygotène/pachytène, et début du diplotène sont repérables par l'aspect ultrastructural du noyau.

- Au stade zygotène/pachytène, aisément identifiable aux complexes synaptonémaux (pl. 1, fig. 3-5), les cellules, rondes ou ovoïdes, atteignent une taille de 10 à 15 µm. Leur cytoplasme s'est enrichi en ribosomes et en mitochondries souvent allongées. Quelques profils de reticulum endoplasmique et quelques vacuoles peuvent y être observés.

- Au début du stade diplotène, la cellule germinale, adhérant largement au tissu interstitiel sous-jacent, s'allonge.

Au sein du noyau, le nucléole, parfois en anneau (pl. 1, fig. 5) réapparaît en position souvent excentrée. La chromatine se disperse progressivement. Corrélativement à la réapparition du nucléole, des aggrégats denses, constitués de sous-unités de taille variable dépourvues de membrane, s'accumulent dans le cytoplasme (pl. 1, fig. 7 et 7bis). Divers auteurs les interprètent comme des extrusions nucléolaires riches en ribonucléoprotéines. L'enveloppe nucléaire est alors percée de pores. Dans le cytoplasme, les organites cellulaires, déjà présents, se multiplient. Un dictyosome peut être observé.

A ce stade, des cellules "auxiliaires", de 5 à 7 µm de long sur 2 à 3 µm de large, migrent à partir de la périphérie des acini (pl. 1, fig. 5) et s'accolent étroitement aux ovocytes. En s'étirant, elles émettent des expansions de type pseudopodial. Leur noyau possède une euchromatine dense et une hétérochromatine condensée en mottes éparses et à la périphérie du noyau. Elles montrent parfois un gros nucléole. Le cytoplasme de ces cellules peut contenir des inclusions denses de type lysosomal (pl. 1, fig. 6).

3. Les ovocytes en vitellogénèse

Bloqués au stade diplotène, les ovocytes entrent en vitellogénèse. Leur taille s'accroît pour atteindre 65 à 70 µm en fin de vitellogénèse. Ils acquièrent peu à peu une forme pédonculée et sont le siège de diverses modifications nucléaires, cytoplasmiques et membranaires. Puis les gamètes se détachent de la paroi de l'acinus.

- Lorsque l'ovocyte atteint 25 µm environ de longueur (pl. 1, fig. 8) et est encore largement adhérent au tissu conjonctif sous-jacent, un premier type de grains de sécrétion apparaît dans le cytoplasme sous forme d'inclusions moyennement denses limitées par une membrane ondulante. Leur contenu hétérogène granulaire se densifie progressivement, notamment à un pôle généralement plus étiré (pl. 1, fig. 8 et 10). Ils sont formés près des mitochondries, du réticulum endoplasmique qui a proliféré et de l'appareil de Golgi. Des formes de transition sont fréquemment visibles à proximité de la face de maturation des dictyosomes (pl. 1, fig. 9). Nous assimilerons ces grains de sécrétion aux granules corticaux, pour les avoir observés en grand nombre en périphérie de l'ovocyte en fin de vitellogénèse et pour avoir noté leur vidange par exocytose au moment de la fécondation. A ce stade, le noyau mesure 12 à 15 µm et renferme un volumineux nucléole (6 µm) qui présente une zone très dense, fréquemment en forme de croissant ou d'anneau.

- Dans l'ovocyte plus âgé, où les granules corticaux sont déjà abondants, on assiste à une prolifération de l'appareil de Golgi, puisque trois à quatre dictyosomes sont visibles. Il y a une intense production de réticulum endoplasmique vésiculaire et lamellaire dont deux à trois empilements de citernes juxtanucléaires sont souvent observables (pl. 2, fig. 1). On constate alors la formation de deux autres catégories d'inclusions vitellines identifiées sur coupes à congélation comme étant de nature lipidique et protéique. Elles diffèrent par leur taille, leur forme et leur osmiophilie. Les unes (I), petites et rondes, plus denses au centre que sur les pourtours sont dépourvues de membrane limitante. Les autres (II), plus volumineuses et de forme irrégulière, sont parfois entourées de profils de reticulum endoplasmique. L'identité chimique précise de ces deux types d'inclusion est en cours d'étude sur coupes ultra-fines.

A ce stade, les cellules "auxiliaires" accolées aux ovocytes présentent des modifications cytologiques accompagnées d'une augmentation du volume cellulaire (pl. 2, fig. 1 - 3). Elles ont acquis notamment un abondant réticulum endoplasmique granuleux dont plusieurs citernes empilées sont visibles. Ce réticulum endoplasmique granuleux développé témoigne d'une activité protéosynthétique. En outre, plusieurs mitochondries, des vésicules de réticulum endoplasmique lisse, quelques inclusions glycogéniques α et de type lipidique, sont également représentées dans leur cytoplasme.

Des figures d'endocytose ont pu être observées dans les cellules germinales au niveau de la zone d'adhérence de la cellule "auxiliaire" (pl. 2, fig. 4 et 5).

- Lorsque l'ovocyte est pédonculé, la membrane plasmique se transforme. Elle émet, au pôle apical, des microvilli qui sont rapidement enrobées dans une matrice fibrillaire de glycocalyx (colorations A.P.S., bleu Alcian, d'après Gabe (1968)) constituant ainsi l'enveloppe vitelline. A la base des microvilli, des "échancrures" parfois longues et fines sont visibles. L'enveloppe vitelline se forme à partir de la cellule "auxiliaire" (pl. 2, fig. 6) puis contourne progressivement l'ovocyte.

On constate alors que les deux cellules ont établi entre elles des systèmes jonctionnels de type "*zonula adherens*" (pl. 2, fig. 6 - 8). De volumineuses vacuoles au contenu fibrillaire sont visibles dans les cellules "auxiliaires", à proximité de la zone d'adhérence (pl. 2, fig. 7). Tandis que l'enveloppe vitelline contourne progressivement l'ovocyte qui s'individualise, les cellules "auxiliaires" conservent temporairement d'étroits contacts

Légende de la Planche 1 :

Figure 1 : Ovogonie primaire (Ovg) allongée, au cytoplasme réduit, sur les pourtours d'un acinus (A). (CA) : cellule "auxiliaire", (Ov) : jeune ovocyte, (N) : noyau, (TCi) : tissu conjonctif interstitiel.

Figure 2 : Ovogonies secondaires (Ovg). (N) : noyau, (↘) : mitochondries, (Ov) : ovocyte, (TCi) : tissu conjonctif interstitiel.

Figure 3 : Ovocytes prévitellogéniques au stade zygotène/pachytène (↘), identifiables aux complexes synaptonémaux. (Ovg) : ovogonie.

Figure 4 : Complexes synaptonémaux (↘) d'un ovocyte au stade zygotène/pachytène. (M) : mitochondrie.

Figure 5 : Ovocytes au stade zygotène/pachytène et au début du diplotène (↘). A ce stade, le nucléole, souvent en anneau, réapparaît (Nu) dans le noyau (N) où la chromatine se disperse. Une cellule "auxiliaire" (CA) s'accole à chaque ovocyte au début du stade diplotène. (TCi) : tissu conjonctif interstitiel.

Figure 6 : Présence de grains denses de type lysosomal (Gr) dans les jeunes cellules auxiliaires (CA). (Ov) : ovogonie, (Ov) : ovocyte , (TCi) : tissu conjonctif interstitiel.

Figures 7, 7bis : Ovocyte au début du stade diplotène. (N) : noyau, (Nu) : nucléole, (M) : mitochondrie. Noter la présence d'aggrégats denses (Ag) grossis en 7bis.

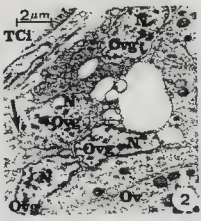
Figure 8 : Ovocyte en début de vitellogénèse. Apparition des granules corticaux (Gc). (M) : mitochondries souvent allongées, (R.E.) : réticulum endoplasmique, (N) : noyau, (NU) : nucléole dont la zone périphérique plus sombre a la forme d'un croissant.

Figure 9 : Formation des granules corticaux (Gc) à proximité de dictyosomes (G) et du réticulum endoplasmique granulaire (R.E.G.). Noter les diverses formes de transition (↘).

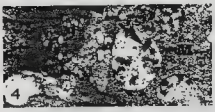
Figure 10 : Certains de ces granules corticaux ont une forme oblongue (↘). (M) : mitochondrie. Noter les nombreux ribosomes.

Planche 1

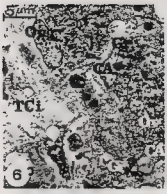
TCi
Ovg
CA
M
CA
A
5µm
1


2µm
TCi
Ovg
N
Ovg
N
Ovg
N
Ovg
Ov
2

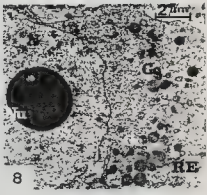
5µm
Ovg
Cg
3


4

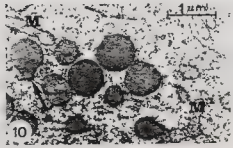
5
TCi
N


5µm
Ovg
CA
TCi
6

Ag
7bis
N
M
7


2µm
Cg
RE
8

RE
GC
GC
9


1µm
M
M
10

avec les gamètes pendant la vitellogenèse (pl. 2, fig. 9), puis elles s'en séparent. Leur cytoplasme, chargé de grains denses, se vacuolise par dilatation du réticulum endoplasmique et des figures myéliniques sont parfois visibles (pl. 3, fig. 1 et 2).

4. En fin de vitellogénèse (pl. 3, fig. 3), le gamète femelle est muni d'une enveloppe vitelline épaisse (5 à 6 µm) qui se sépare légèrement de la surface de l'ovocyte, ménageant ainsi un mince espace vitellin. Des microfilaments sont visibles au contact des microvilli (pl. 3, fig. 9). L'ovocyte mesure 65 à 70 µm de diamètre. Déformé par tassement dans les gonades matures, il apparaît fréquemment polyédrique au centre de l'acinus. Les granules corticaux sont très nombreux à la périphérie du gamète. Les réserves vitellines abondent dans le cytoplasme (pl. 3, fig. 3 et 5). Des inclusions glycogéniques sont présentes sous forme de particules β de 30 nanomètres et de leurs sous unités (pl. 3, fig. 6 et 7). Ponctuellement, des lamelles annelées typiques, dont la signification fonctionnelle n'est pas connue, ont pu être observées (pl. 3, fig. 8). La vésicule germinale présente des contours irréguliers et une chromatine finement grenue. Les pores nucléaires sont nombreux (pl. 3, fig. 4).

5. Les ovocytes atrésiques

Pendant toute la période de maturation sexuelle, à n'importe quel mois de l'année, des ovocytes en voie de dégénérescence ou lysés, peuvent être observés dans les acini. Les signes de "souffrance" cellulaire sont généralement visibles chez des ovocytes ayant achevé leur vitellogenèse.

La première modification ultrastructurale discernable concerne le réticulum endoplasmique dont un ou deux nodules à signification probablement pathologique apparaissent. Ils sont constitués par l'empilement concentrique d'une dizaine de citernes emprisonnant

Légende de la Planche 2 :

Figure 1 : Ovocytes vitellogéniques (Ov). Les inclusions denses vitellines s'accumulent (↘). Les granules corticaux sont déjà abondants (Gc). Des empilements de citernes de R.E.G. sont visibles (R.E.). Les cellules "auxiliaires" (CA) ont acquis un abondant R.E.G. (▼). (N) : noyau, (Nu) : nucléole, (TCi) : tissu conjonctif interstitiel.

Figures 2 et 3 : Détails d'une cellule "auxiliaire" (CA). Noter l'abondant R.E.G. (R.E.), les volumineuses mitochondries (M), un dictyosome (G), les vacuoles (V). (N) : noyau, (Nu) : nucléole.

figures 4 et 5 : Endocytose dans l'ovocyte (↘) au niveau de la zone de contact ovocyte (Ov) - cellule "auxiliaire" (CA).

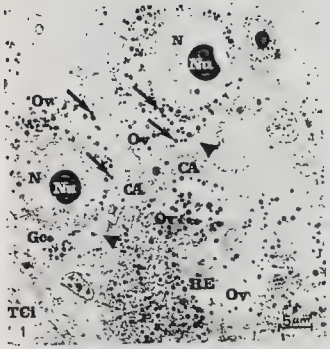
Figure 6 : Ovocyte pédonculé (Ov) élaborant son enveloppe vitelline (↘). (▼) : système jonctionnel entre l'ovocyte et la cellule "auxiliaire" (CA). (TCi) : tissu conjonctif interstitiel.

Figure 7 : Volumineuse vacuole (V) au contenu fibrillaire dans une cellule "auxiliaire" (CA). (▼) : système jonctionnel, (Ov) : ovocyte, (Ev) : ébauche d'enveloppe vitelline, (Ly) : débris de lyse.

Figure 8 : Système jonctionnel de type "*zonula adherens*" (▼). (Ov) : ovocyte, (CA) : cellule "auxiliaire".

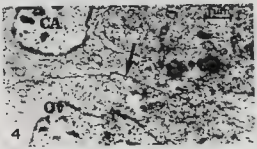
Figure 9 : Contact persistant (↘) entre la cellule "auxiliaire" (CA) et l'ovocyte (Ov), après l'élaboration de l'enveloppe vitelline (Ev).

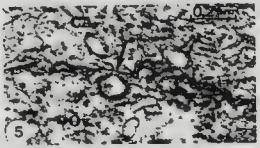
Planche 2

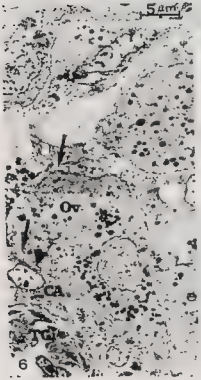

N
Nu
Ov
Ov
N
Nu
CA
CA
Ov
Goe
HE
Ov
TCi
1
5 µm

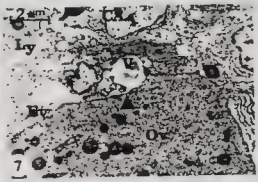
1 µm
RE
V
N
CA
Nu
2

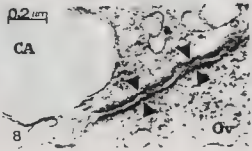
1 µm
M
G
V
N
3

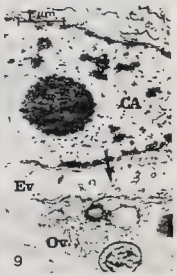

CA
1 µm
Ov
4


CA
1 µm
Ov
5


5 µm
Ov
CA
Tuf
6


2 µm
CA
Ly
Ev
Ov
7


0,2 µm
CA
Ov
8


1 µm
CA
Ev
Ov
9

quelques organites cellulaires (pl. 4, fig. 1). Puis le réticulum endoplasmique, lisse et rugueux, se dilate provoquant une dégénérescence vacuolaire plus ou moins intense de la cellule (pl. 4, fig. 2 – 4).

Corrélativement, les mitochondries deviennent atypiques par perte de leurs crêtes. Elles sont tuméfiées, déformées et clarifiées et contribuent à conférer aux ovocytes un aspect vacuolaire (pl. 4, fig. 4).

Les altérations concernent également le noyau qui présente de profondes invaginations et qui apparaît parfois anormalement polylobé. Le nucléoplasme change d'aspect, ses affinités tinctoriales sont modifiées et il présente des amas très denses (pl. 4, fig. 3). La membrane nucléaire, parfois dilatée, peut se rompre.

Une nécrose, essentiellement périphérique, apparaît ensuite. Entre l'enveloppe vitelline et la membrane plasmique abondent des granules éclatés dont la nature n'est plus identifiable. Ils correspondent vraisemblablement aux granules corticaux qui simultanément ont disparu du cytoplasme (pl. 4, fig. 6 et 7). Les réserves vitellines I et II, généralement intactes, peuvent être altérées (pl. 4, fig. 7 - 9). L'espace périvitellin est augmenté. Les microvilli se détachent, la membrane plasmique se rompt. Des vacuoles et des particules glycogéniques très abondantes s'accumulent au niveau des plages de lyse (pl. 4, fig. 10). Du glycogène est également observé dans l'épaisseur de l'enveloppe vitelline (pl. 4, fig. 11).

A ce stade de dégénérescence plus avancé, la gangue s'altère et se rompt, libérant le contenu de la cellule dans l'acinus (pl. 4, fig. 12 et 13). Les noyaux "nus" et les divers débris de la lyse se répandent ensuite entre les cellules intactes. Des "macrophages" affluent alors parmi les reliquats de la lyse, dans les acini, ainsi qu'à la jonction entre les gonoductes et les acini.

Légende de la Planche 3 :

Figures 1 et 2 : Cellules auxillaires (A) apparemment dégénérescentes, avec nombreuses vacuoles (V). (My) : figures myéliniques, (N) : noyau.

Figure 3 : Portions d'ovocytes postvitellogéniques (Ov). Celui du centre est déformé par tassement. Noter l'épaisse enveloppe vitelline (Ev), le mince espace périvitellin (▼), les abondantes inclusions vitellines denses. Les granules corticaux sont essentiellement en périphérie (↖). (N) : noyau au contour irrégulier, (Ovl) : ovocyte lysé.

Figure 4 : Coupe tangentielle de pores nucléaires (↖). (N) : noyau, (En) : enveloppe nucléaire, (R.E.) : reticulum endoplasmique granulaire.

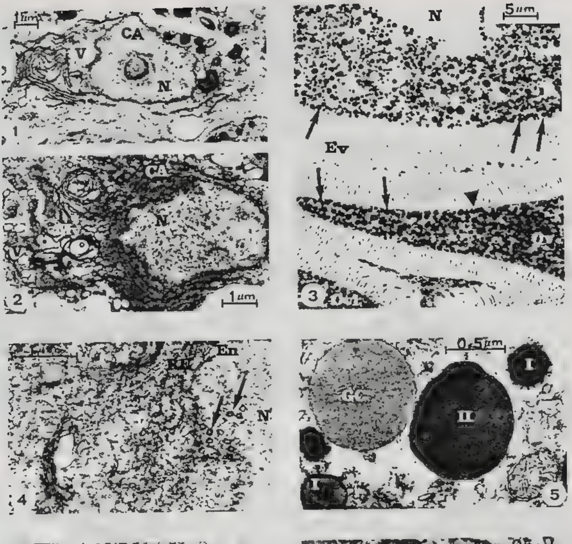
Figure 5 : A fort grossissement, réserves vitellines I et II. (Gc) : granules corticaux.

Figures 6 et 7 : Glycogène (particules β) après réaction de Thiery. (I) : grains vitellins, (Gc) : granules corticaux.

Figure 8 : Lamelle annelée (↖). (N) : noyau.

Figure 9 : Microfilaments (↖) sur les pourtours des microvilli (Mv) de l'enveloppe vitelline (Ev).

Planche 3


1
CA
V
N
2
CA
N
V
1µm
3
N
5µm
Ev
4
En
N
5
0,5µm
I
II
6
Gl
I
2µm
7
0,5µm
Gl
I
8
N
1µm
9
0,2µm
Ev

DISCUSSION - CONCLUSION

Il n'existe, à notre connaissance, que peu de données bibliographiques traitant des modalités ultrastructurales de l'ovogénèse chez les Pectinidae, à l'exception des travaux de Motavkine et Varaksine (1983) chez *Patinopecten yessoensis* et de ceux, récents, de Lubet et al. (1987 a et b) chez *Pecten maximus*.

Les résultats obtenus en microscopie électronique, chez *P. maximus*, montrent que l'évolution cytologique des gamètes femelles, du stade ovogonial au stade de la prévitellogénèse et même de la vitellogénèse est comparable, dans ses grande lignes, à celle qui est décrite pour d'autres bivalves comme *P. yessoensis*, *Crenomytilus grayana* (Motavkine et Varaksine, 1983) et *Mytilus edulis* (Albertini, 1985 ; Pipe, 1987).

Cet examen ultrastructural met cependant en évidence un fait nouveau pour *P. maximus*, qui est l'étroite association de chaque ovocyte en croissance à une cellule "auxiliaire", et ceci dès le début du stade diplotène.

Plusieurs arguments plaident en faveur d'une participation active de ces cellules à l'ovogénèse :

- leur cytostructure, qui se modifie au moment de la vitellogénèse ; ces cellules deviennent sécrétrices par acquisition de divers organites et notamment d'un reticulum endoplasmique granuleux abondant ;

- l'observation de phénomènes d'endocytose dans l'ovocyte en vitellogénèse au niveau de la zone d'adhérence cellule "auxiliaire" - ovocyte ;

- l'association intime et provisoire des cellules "auxiliaires" et des gamètes, renforcées par des systèmes jonctionnels lors de l'élaboration de l'enveloppe vitelline de l'ovocyte.

Légende de la Planche 4 :

Figure 1 : Nodule d'ergastoplasme à signification vraisemblablement pathologique (E) emprisonnant mitochondries (M) et granules vitellins (V).

Figure 2 : Ovocytes vacuolisés (Ov) par dilatation du R.E. (↖) et altération des mitochondries (▼).

Figure 3 : Ovocyte vacuolisé (Ov), au noyau altéré. Dans le nucléoplasme, amas anormalement denses (↖). Enveloppe nucléaire dilatée (▼). (TCi) : tissu conjonctif interstitiel.

Figure 4 : Mitochondries tuméfiées aux crêtes raréfiées (M).

Figure 5 : Lyse en périphérie de l'ovocyte (↖) entre l'enveloppe vitelline (Ev) et la membrane plasmique (Mp).

Figure 6 : Granules éclatés (↖) dans la zone de lyse périphérique.

Figure 7 : Dans cette zone de dégénérescence, le vitellus I et II est intact, le R.E. est dilaté, les granules éclatés sont vraisemblablement les granules corticaux (↖).

Figures 8 et 9 : Les inclusions vitellines I, intactes en ⑧, sont vacuolisées en ⑨.

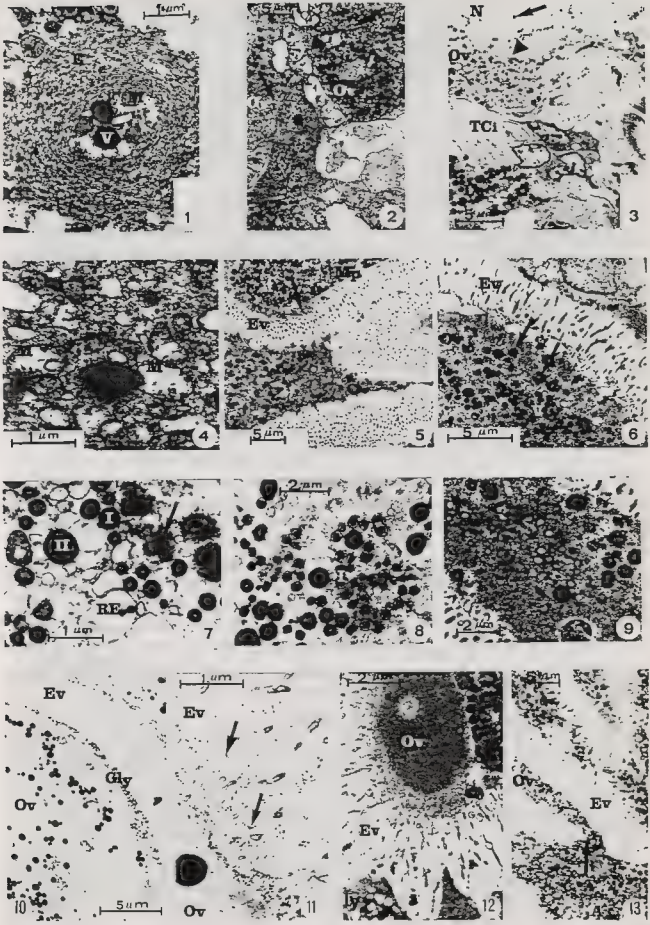
Figure 10 : Accumulation de glycogène (Gly) à la périphérie de l'ovocyte (Ov). (Ev) : enveloppe vitelline.

Figure 11 : Transit de glycogène (↖) par l'enveloppe vitelline (Ev). (Ov) : ovocyte.

Figure 12 : Altération de l'enveloppe vitelline (Ev). (Ov) : ovocyte, (Ly) : débris de lyse ovocytaire.

Figure 13 : Rupture de l'enveloppe vitelline (Ev) et vidange du contenu de l'ovocyte (Ov) dans la lumière d'un acinus (A).

Planche 4


1 µm
M
V
1
5 µm
Ov
2
N
Ov
TCi
3
µm
4
Ev
5 µm
5
Ev
5 µm
6
I
II
RE
1 µm
7
2 µm
8
2 µm
9
Ev
Gly
Ov
5 µm
10
1 µm
Ev
Ov
11
2 µm
Ov
Ev
Gly
12
5 µm
Ov
Ev
13

Ces cellules "auxiliaires", morphologiquement capables d'exercer un rôle de synthèse, assurent vraisemblablement une fonction "nourricière" vis à vis des gamètes. Des précurseurs ou des substances semi-élaborées pourraient être émis dans l'espace périovocytaire et réabsorbés par l'ovocyte, par pinocytose.

Cette participation active à l'ovogénèse n'était pas connue chez *P. maximus* bien que la présence de telles cellules ait été antérieurement signalée chez ce bivalve par divers auteurs après examen de la gonade en microscopie photonique (Coe, 1943 ; Mason, 1958 et 1983). En revanche, le rôle nourricier de cellules "folliculaires accessoires" était indiqué par Coe (1943) pour des Teredinidae des genres *Teredo*, *Bankia*, *Barnea* et une Myidae du genre *Mya*.

Cette étude nous permet donc de dire que l'ovogénèse chez *P. maximus* ne doit plus être considérée comme de type "solitaire" (Raven, 1966). Une observation identique a également été faite par Motavkine et Varaksine (1983) chez *P. yessoensis* et *C. grayana* et récemment, par Pipe (1987), chez *M. edulis*. Cependant, les modalités de l'association cellules "auxiliaires"-ovocytes diffèrent quelque peu chez ces espèces. L'ovocyte de *M. edulis* est en effet entièrement entouré par quelques cellules "folliculaires" qui se détachent de l'apex quand le gamète fait saillie dans la lumière de l'acinus. Elles sont ensuite localisées dans la région pédonculée de la cellule germinale. Pour *P. yessoensis* et *C. grayana*, Motavkine et Varaksine (1983) indiquent que le rôle trophique des cellules "auxiliaires" ou "trophocytes" est prédominant quand l'ovocyte est libre dans l'acinus. Il est alors entièrement entouré de cellules "auxiliaires". Nous avons par contre relevé dans la littérature que le type de relation, une à une, que nous observons chez *P. maximus* existe aussi chez une annélide polychète *Kefersteinia cirrata* (Olive et Pillai, 1983).

Les caractères ultrastructuraux des cellules "auxiliaires" de *P. maximus* et, notamment l'abondant reticulum endoplasmique granuleux, apparaissent comparables à ceux d'autres espèces (cf. Eckelbarger, 1980 ; Eckelbarger et Grassle, 1982, 1983 ; Olive et Pillai, 1983 ; Pipe, 1987).

Les changements cytologiques que nous observons au moment de la vitellogénèse chez ces cellules "auxiliaires" ont été notés par Eckelbarger (1980) et Eckelbarger et Grassle (1983). La présence de systèmes jonctionnels a également été relevée par divers auteurs (Eckelbarger, 1980 ; Blades-Eckelbarger et Youngbluth, 1984 ; Pipe, 1987).

Ces similitudes ultrastructurales avec des cellules dont le rôle nourricier est reconnu, conforte encore l'hypothèse de leur active participation à la vitellogénèse chez *P. maximus*.

En outre, une participation de ces cellules à l'élaboration de l'enveloppe vitelline paraît plausible. Elle est suggérée par le fait que cette enveloppe ovocytaire prend naissance à partir de la zone de contact cellule "auxiliaire"-ovocyte puis contourne progressivement l'ovocyte. De plus, le contenu fibrillaire des volumineuses vacuoles observées à ce stade dans les cellules "auxiliaires" n'est pas sans évoquer l'aspect ultrastructural du glycocalyx. Des études cytochimiques, en cours de réalisation, permettront de vérifier cette hypothèse.

L'observation de grains denses, de type lysosomal, dans ces cellules, au cours de leur ontogénèse, semble aussi indiquer qu'elles sont morphologiquement capables d'exercer une activité de dégradation et donc de jouer un rôle de résorption. Des considérations

similaires ont été faites par Motavkine et Varaksine (1983) et par Pipe (1987). Ce type d'activité est d'ailleurs indiqué pour d'autres groupes d'Invertébrés (cf. Eckelbarger, 1980 ; Bal, 1980 ; Olive et Pillai, 1983).

Il semble donc que ces cellules, longtemps considérées comme ayant un rôle insignifiant dans l'ovogénèse, participent au contraire activement à la maturation des ovocytes.

Dans les ovocytes vitellogéniques, la séquence d'apparition des granules corticaux et des réserves vitellines est comparable chez *P. maximus* à celle proposée par Pipe (1987) pour *M. edulis*. Les métabolites abondants requis pour leur synthèse ont apparemment une double origine autosynthétique et hétérosynthétique. C'est d'ailleurs communément le cas chez les Mollusques, où les modalités de synthèse sont très diverses (cf. Dohmen, 1983) tout comme chez d'autres Invertébrés (cf. Eckelbarger, 1980 ; Olive et Pillai, 1983 ; Blades-Eckelbarger et Youngbluth, 1984). La synthèse des granules corticaux, les premiers à être formés, nécessite la participation conjointe du reticulum endoplasmique granuleux et de l'appareil de Golgi. Les formes de transition fréquemment observées près de ces deux types d'organites permettent de suggérer cette hypothèse. Certains précurseurs exogènes doivent être synthétisés par les cellules "auxiliaires" puis absorbés par pinocytose par l'ovocyte pour l'élaboration du vitellus. Il est par ailleurs évident que la prolifération intense de divers organites dans l'ovocyte et notamment celle des mitochondries, du reticulum endoplasmique et de l'appareil de Golgi traduit une activité autosynthétique de métabolites requis pour la vitellogénèse.

L'ovocyte postvitellogénique "normal" de la coquille St Jacques présente, dans l'ensemble, des caractères ultrastructuraux similaires à ceux du gamète femelle de *M. edulis* (cf. Albertini, 1985 ; Pipe, 1987) ou de *Crassostrea virginica* (cf. Daniels et al., 1973). Les quelques différences observées concernent essentiellement :

- l'enveloppe vitelline, plus épaisse chez *P. maximus* (5 à 6 µm) que chez *C. virginica* (0,9 µm), et non recouverte, chez ces deux espèces, d'une couche amorphe, comme c'est le cas chez *M. edulis*.

- le nombre d'inclusions : deux (lipides et plaquettes vitellines) chez *C. virginica*, quatre pour *P. maximus* et *M. edulis* (glycogène, granules corticaux, lipides, plaquettes vitellines).

- l'aspect de certaines de ces inclusions, notamment celui des granules corticaux dépourvus chez *P. maximus* d'un arrangement suboristallin noté chez *M. edulis*. Leur aspect étiré à un pôle observé par Pipe (1987) chez la moule existe parfois aussi, mais en moins accentué chez *P. maximus*.

En outre, la présence des lamelles annelées chez *P. maximus* et *M. edulis* n'est pas notée chez *C. virginica*.

Les nodules de reticulum endoplasmique granuleux parfois observés dans les gamètes de *P. maximus* ont vraisemblablement une signification pathologique tout comme ceux notés par Albertini (1986), Lubet et al. (1986) chez *M. edulis* et par Lubet et al. (1987 a et b) chez *P. maximus*.

Les phénomènes de dégénérescence des ovocytes observés en "bruit de fond" pendant toute la période de maturation sexuelle, avec une intensité maximale en juin sont assez communément observés chez les Mollusques. Il n'existe cependant à notre connaissance qu'assez peu d'études ultrastructurales de la lyse ovocytaire en dehors de celles de Albertini (1985), Lubet et al. (1986) et Pipe (1987) pour *M. edulis* ainsi que de celles de Lubet et

al. (1987 a et b), pour *P. maximus* et de Motavkine et Varaksine (1983) pour *P. yessoensis* et *C. grayana*.

Les lésions élémentaires, observées chez *P. maximus* qui aboutissent à la nécrose des gamètes femelles, sont comparables, pour l'essentiel, à ce que notent ces auteurs (tableau 1).

Tableau 1 : Comparaison de la lyse ovocytaire chez *P. maximus*, *M. edulis*, *C. grayana* et *P. yessoensis*.

	P. maximus		*M. edulis*			*C. grayana* & *P. yessoensis*
	DORANGE et al. (présent travail)	LUBET et al. 1987b	ALBERTINI 1985	LUBET et al. 1986	PIPE 1987	MOTAVKINE et VARAKSINE 1983
ALTERATIONS NUCLEAIRES						
. perte d'affinité tinctoriale	+		+			
. déformation de l'enveloppe nucléaire (profondes invaginations)	+		+			
. dilatation de l'enveloppe nucléaire	+		+			
vacuolisation du nucléoplasme	rare		+			
condensation du matériel nucléaire	+		-			
éclatement du noyau	rare		+			lyse du noyau
ALTERATIONS CYTOPLASMIQUES						
. vacuolisation du cytoplasme	+			+	+	
réticulum endoplasmique						
nodules du R.E.G.	+	Prolifération de "systèmes membranaires" de type myélinique	+	+	+ mais pas de signification pathologique précisée	corps résiduels (formations membranaires complexes)
dilatation du R.E.G.	+		+	+		
dilatation du R.E.L.	+		-			
mitochondries atypiques	+		+			
appareil de Golgi						
dilatation	+		-			
fragmentation et disparition	-		+			
. Plages de lyse sous membranaire	+		+		+	
éclatement des granules corticaux	+		+			
accumulation du glycogène	+		-			
. Dégradation des inclusions vitellines	+ pour les inclusions I (ponctuellement)		Lipides nombre et taille diminués vacuolisation	lipides + cavitation		
. Augmentation des lysosomes	-	+(apparition)				+
. Vacuoles autophagiques						+
MEMBRANE PLASMIQUE, ENVELOPPE VITELLINE						
. détachement des microvilli	+	lyse			+	
. perte des microfilaments	+		+			
. augmentation de l'espace perivitellin	+				+	
rupture de la membrane plasmique	+	+	+	+	+	+
. cytoplasme dans l'espace vitellin	+				+	
. rupture de l'enveloppe vitelline	+		+	+	+	
. perte de la gangue périphérique			+			
. vidange du contenu cellulaire dans l'acinus	+	+	+	+	+	+ avec fusion des ovocytes chez C. grayana seulement

Le déterminisme de la lyse n'est pas encore précisément connu. Motavkine et Varaksine (1983) envisagent un contrôle neuroendocrinien de l'atrésie ovocytaire que Lubet et al. (1986) mettent en évidence, "in vitro", chez la moule. En ce qui concerne *P. maximus* prélevé en baie de Saint-Brieuc, la lyse est maximale en juin, durant les semaines qui précèdent la ponte. Celle-ci n'a lieu que si la température de l'eau de mer atteint le seuil de 15,5°C-16°C. Il parait vraisemblable que si ce seuil n'est pas atteint, alors que la gonade est mature et l'animal prêt pour la ponte, les ovocytes se lysent massivement, comme l'indiquent Motavkine et Varaksine (1983) pour *P. yessoensis* et *C. grayana*. L'indice musculaire étant alors au plus bas, le contenu des ovocytes détruits serait une source de métabolites rapidement mobilisables par l'animal, conformément à l'hypothèse de Lubet et al. (1987 a et b). Les hémocytes à fonction macrophagique joueraient un rôle déterminant dans

la résorption des débris de la lyse et la redistribution des nutriments aux cellules gamétogénétiques. Les cellules "auxiliaires" sont également morphologiquement aptes à exercer une fonction de résorption. D'autres possibilités de réutilisation du matériel issu de l'atrésie des gamètes sont envisagées dans la littérature. C'est ainsi que Lubet et al. (1987,a et b) et Pipe (1987) signalent une intervention des cellules épithéliales des conduits évacuateurs dans la résorption des reliquats de la lyse et que Lubet et al. (1987 a et b), observent une réingestion des débris d'ovocytes par l'animal.

Les études histochimiques et cytochimiques qui sont en cours devraient permettent de vérifier certaines hypothèses émises au cours de cette étude et de préciser certaines données. La mise en oeuvre de techniques historadiographiques permettrait de mieux appréhender le rôle des cellules "auxiliaires" dans l'ovogénèse.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Alain Le Mercier pour ses travaux photographiques, Gérard Sinquin pour sa collaboration technique au microscope électronique et surtout M. le Professeur Pierre Lubet (Caen) pour les discussions que nous avons eues au sujet de la gonade de *P. maximus*, qui ont facilité la rédaction de ces articles. Nos remerciements aussi à Mme BELLON qui nous a communiqué la version française du livre de Motavkine et Varaksine. Cette étude, qui s'inscrit dans le PNDR Coquille St Jacques, a été financée par l'IFREMER (contrats 86-87).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLARAKH, C., 1979. Recherches histologiques et expérimentales de la différenciation sexuelle et du cycle de reproduction de *Chlamys operularis* L. (Mollusque Lamellibranche). Thèse 3ème cycle, Univ. Caen, 148 pp.

ALBERTINI, C., 1985. Recherches cytologiques et expérimentales sur l'ovogénèse chez la moule (*Mytilus edulis* L., Mollusque Bivalve). Thèse 3ème cycle, Univ. Caen, 117 pp.

BAL, K.A., 1970. Ultrastructural changes in the accessory cells and the oocyte surface of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* during vitellogenesis. Z. Zellforsch, 111 : 1-14.

BLADES-ECKELBARGER, P.I. & YOUNGBLUTH, M.J., 1984. The ultrastructure of oogenesis and yolk formation in *Labidocera aestiva* (Copepoda : Calanoida). J. Morphology, 179 : 33-46.

COE, W.R., 1943. Development of the primary gonads and differenciation of sexuality in *Teredo navalis* and other Pelecypod Mollusks. Biol. Bull., 84 : 178-187.

COE, W.R., 1945. Development of the reproductive system and variations in sexuality in *Pecten* and other Pelecypod Mollusks. Trans. Conn. Acad. Sci., 36 : 673-700.

DANIELS, W.E., LONGWELL, C.A., McKIFF, M.J. & WOLFGANG, W.R., 1973. Ultrastructure of oocytes from the american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. Trans. Amer. Micros. Soc. 92(3) : 337-349.

DOHMEN, M.R., 1983. Gametogenesis. IN "The Mollusca" Vol. 3 : 1-48, Academic Press 345 pp.

ECKELBARGER, K.J., 1980. An ultrastructural study of oogenesis in *Streblospio benedicti* (Spionidae), with remarks on diversity of vitellogenic mechanisms in Polychaeta. Zoomorphologie, 94 : 214-263.

ECKELBARGER, K.J. & GRASSLE, J.P., 1982. Ultrastructure of the ovary and oogenesis in the Polychaete *Capitella jonesi* (Hartman, 1959). J. Morphology, 171: 305-320.

ECKELBARGER, K.J. & GRASSLE, J.P., 1983. Ultrastructural differences in the eggs and ovarian follicle cells of *Capitella* (Polychaeta) sibling species. Biol. Bull., 165: 379-393.

GABE, M., 1968. Techniques histologiques. Masson et Cie, 1113 pp.

LUBET, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. Rev. Trav. Inst. pêches Marit., 23 : 389-548.

LUBET, P., ALBERTINI, L. & ROBBINS, I., 1986. Recherches expérimentales au cours de cycles annuels sur l'action gonadotrope exercée par les ganglions cérébroïdes sur la gamétogénèse femelle chez la moule *Mytilus edulis* L. (Mollusque Bivalve). C.R. Acad. Sc., Paris, Série 3, 303, 13 : 575-580.

LUBET P., DORANGE, G. & ROBBINS, I., 1987a. Cytological investigations on the annual reproductive cycle of the scallop (*Pecten maximus* L.) from the channel. VIth Workshop on Pectinids, Menai Bridge, Wales.

LUBET, P., BESNARD, J.Y., FAVERIS, R. & ROBBINS, I., 1987b . Physiologie de la reproduction de la coquille St Jacques (*Pecten maximus* L.). Oceanis, 3(13) : 265-290.

LUCAS, A., 1965. Recherche sur la sexualité des Mollusques Bivalves. Thèse Doct. Etat. Univ., Brest : 135 pp.

MASON, J., 1958. The breeding of the scallop *Pecten maximus* (L.) in Manx waters. J. Mar. Biol. ass. U.K., 37 : 653-671.

MASON, J., 1983. Scallop and Queen fisheries in the British Isles. Fishing News Book Ltd. 144 pp.

MOTAVKINE, P.A., & VARAKSINE, A.A., 1983. Histophysiologie du système nerveux et régulation de la reproduction chez les Mollusques Bivalves. Ed. Sciences, Moscou, 208 pp. Traduit du Russe par BELLON-HUMBERT (sous presse aux Eds. IFREMER).

OLIVE, P.J.W. & PILLAI, G., 1983. Reproductive biology of the Polychaete *Kefersteinia cirrata* Keferstein (Hesionidae). I. Ovary structure and oogenesis. int. J. Invert. Reprod., 6 : 295-306.

PIPE, R.K., 1987. Oogenesis in the marine mussel *Mytilus edulis* : An ultrastructural study. Mar. Biol., 95 : 405-414.

RAVEN, C.P., 1968. Morphogenesis : the analysis of molluscan development. Oxford. Pergamon Press : 337 pp.

REDDIAHT, K., 1962. The sexuality and spawning of Manx pectinids. J. Mar. Biol., Ass. U.K., 42 : 683-703.

THIERY, J.P., 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. J. Micr., Fr., 6 : 987-1018.

HALIOTIS, 19 (1989) : 315-324.

LA REPRODUCTION DES MOLLUSQUES BIVALVES EN ECLOSERIE

par

Nicole DEVAUCHELLE

IFREMER Centre de Brest, BP 70 - 29263 PLOUZANE

RESUME

Environnement optimal pour la gamétogenèse et la ponte, fécondité, nombre de pontes, vieillissement des reproducteurs, relations entre conditionnement et caractéristiques des parents et succès de l'élevage, tels sont les principaux sujets auxquels s'intéressent les écloseries de bivalves chaque fois que la reproduction d'une espèce doit être assurée. Il existe encore peu de données bibliographiques dans ce domaine précis, mais durant plusieurs dizaines d'années les mécanismes de la reproduction ont été étudiés chez les Mytilidae et les Ostreidae. En effet, largement cultivés en mer, ils représentaient un matériel expérimental de choix. Nous verrons donc dans ce papier comment les connaissances acquises et les méthodes d'études développées sur ce matériel peuvent aider à développer une recherche sur la reproduction des bivalves en écloserie.

SUMMARY

Optimal environment required for gametogenesis and spawning, fertility rate, number of spawns, ageing of spawners, relationships between parental characteristics or conditioning and rearing success are the main topics of interest to bivalve natcheries. Actually, the litterature provides very few date in this particular field. Nevertheless, some reproduction mechanisms were studied on Mytilidae and Ostreidae because of the easy disposal of experimental material. Such knowledge might be a right basis for developping research on new species in hatcheries, as discussed in this paper.

Dans le domaine de l'aquaculture comme dans celui de la pêche, les travaux conduits sur la reproduction visent essentiellement à répondre aux deux questions suivantes :

1. Dans quelles conditions générales la reproduction d'une espèce est-elle observée , Quelles sont les performances en terme de fécondité ?

2. Dans quelle mesure la phase gamétogénétique conditionne-t-elle la survie ou la croissance des jeunes ?

La majorité des expériences porte sur la première question car, chronologiquement il n'est bien sûr pas possible d'en faire l'impasse. Aborder le second point est aussi beaucoup plus complexe, il faut le reconnaître : toute expérience menée dans ce sens doit en effet intégrer, d'une part l'action des divers paramètres agissant sur les caractéristiques des géniteurs, la gamétogénèse et la ponte, et d'autre part celle des facteurs susceptibles de modifier la survie des larves. Par conséquent, qu'il s'agisse des poissons, des crustacés ou des mollusques, peu de publications font état des relations Reproduction

- Elevage de larves ou de juvéniles. On constate pourtant que la reproduction d'une espèce demeure avec l'élevage larvaire un des principaux freins à l'interprétation des fluctuations de recrutement en mer ou au développement des élevages pour lesquels l'écloserie est indispensable. Les relations entre ces deux phases d'élevage soulèvent donc des interrogations auxquelles il faut répondre en partie par l'expérimentation en laboratoire. C'est ce que nous nous proposons de faire à l'IFREMER sur les mollusques visés par l'aquaculture nouvelle. Mais avant tout, nous avons voulu faire le point des connaissances actuelles en matière de reproduction des bivalves marins élevés en écloserie par une revue bibliographique et une enquête réalisée auprès de coopérants appartenant à des organismes de recherche et de production, publics et privés. Cette note rapporte les principales conclusions de cette démarche.

1. RESULTATS DE L'ENQUETE

Le questionnaire croisait des facteurs extrinsèques et intrinsèques généralement reconnus comme influant la reproduction des organismes marins avec certaines particularités, stades gamétogénétiques et larvaires. Seuls des renseignements d'ordre qualitatif étaient demandés, par discrétion d'une part, mais aussi pour mieux retenir l'importance relative des points de blocage.

Les destinataires ont été sélectionnés selon deux critères : une pratique des écloseries de mollusques depuis un an au moins et (ou) une connaissance en biologie ou écologie des veneridae et pectinidae. Quatre vingt trois demandes ont été expédiées au Canada, aux USA, Chili, Vénézuela, Nouvelle-Zélande, Philippines, Japon, et différents pays européens : UK, Espagne, Italie, Norvège, Danemark, Portugal et France. Quarante sont revenues dûment remplies, dont douze mentionnaient plus précisément la palourde japonaise Ruditapes philippinarum. Les autres concernaient trois ostreidae (Ostrea edulis, Crassostrea gigas et Crassostrea virginica), trois veneridae Venus antigua, Ruditapes decussatus et Mercenaria mercenaria), deux pectinidae (Pecten maximus, Patinopecten yessoensis) et un mytilidae (Perna viridis).

1.1 - L'effet de facteurs intrinsèques

Parmi les facteurs susceptibles de modifier la reproduction et l'élevage larvaire, avaient été retenus dans le questionnaire : l'origine des femelles et (ou) des mâles, leur morphologie, leur âge et leur croissance avant première maturation, enfin leur état de santé.

Aucune indication n'a été fournie concernant l'origine des animaux et l'éventualité de dérives génétiques dues à l'élevage, ni par conséquent la liaison performances de reproduction - origine des reproducteurs. Par contre, la plupart des correspondants observent des règles dans le choix des reproducteurs. Les géniteurs sont généralement sélectionnés en fonction de leur âge et de leur croissance avant première maturation : un grossissement rapide serait, par exemple, associé au démarrage précoce et au bon déroulement de la gamétogenèse, ainsi qu'à un niveau élevé de la fécondité. Par ailleurs, l'indice de condition (poids sec de chair/poids sec de coquille) est souvent retenu comme bon critère de sélection, de même que la teneur de l'animal en glycogène pour les plus équipés en matériel d'analyse. A noter aussi que le stade de développement gamétogénétique conditionne la qualité des pontes : la mise en repos sexuel est en particulier une étape essentielle de la préparation des géniteurs destinés à effectuer un cycle complet de reproduction en dehors de la saison habituelle de ponte.

Enfin, pour la plupart, l'état sanitaire des reproducteurs devrait être contrôlé, mais il ne l'est pas dans les faits. Chacun reconnaît pourtant que les infections bactériennes ou parasitaires peuvent avoir un effet désastreux sur la reproduction, celui de Gyrodinium sur la fécondité et la normalité des larves ayant été cité plusieurs fois.

1.2 - Effet des facteurs extrinsèques

1.2.1 - Paramètres physicochimiques de l'eau de mer

L'influence des caractéristiques de l'eau de mer sur le succès du conditionnement est jugée très importante. La température jouerait bien sûr un rôle fondamental dans l'amorce, le déroulement de la gamétogenèse et la stimulation des pontes, et par contre coup sur les taux d'éclosion et les malformations larvaires. Reste à déterminer l'importance relative de l'action directe sur le métabolisme par rapport à l'action indirecte via la disponibilité en nourriture, par exemple, ceci aux différents stades de la gamétogenèse.

L'effet de la salinité est moins bien cerné. A plusieurs reprises pourtant, des débuts de gamétogenèse ont été notés synchrones de fortes dessalures.

Parmi les autres paramètres physicochimiques d'importance ont été cités le pH et la turbidité. Ainsi, pour l'huître et la palourde, le conditionnement devrait se faire à pH 7.8-8.2, avec une turbidité inférieure à 50 à 80 mg/l pour éviter des blocages de maturation : des perturbations dont la nature n'a pas été précisée auraient été notées lorsque la charge en matière organique dissoute dépasse 20 mg/l. Dernier point intéressant à relever : l'adjonction de sels minéraux dans le milieu d'élevage améliorerait sensiblement les performances de reproduction, en terme de fécondité. Observation faite sur Ruditapes decussatus.

1.2.2 - Techniques d'élevage, de fécondation et d'incubation

Le conditionnement des reproducteurs

Sexer les espèces gonochoriques serait utile au moment de la constitution des stocks de reproducteurs. On considère, en effet, que les populations de reproducteurs gonochoriques prélevées dans le milieu ont un sex ratio (♂/♀) proche de 1. Dans la pratique, c'est rarement ainsi et aucune méthode de sexage connue ne permet encore de l'indiquer, sans risque majeur pour l'animal. Le sexe des espèces caractérisées par un hermaphrodisme successif est établi par rapport à leur âge. Dans ce cas et jusqu'à présent, il n'a pas paru utile de recourir à des méthodes de sexage plus élaborées. Pour ces deux modes de reproduction, les futurs géniteurs sont choisis au hasard ou représentent pour moitié deux classes d'âge successives, en espérant que les proportions mâle/femelle des animaux répartis en bacs d'élevage seront équivalentes.

Les reproducteurs sont stockés dans des bassins de volume, de formes ou de matériaux très variés. Du sable (10-20 cm) peut en tapisser le fond. Il s'agit en fait d'habitudes liées à l'espèce. Ainsi huîtres et clams sont souvent conditionnés sans sable, tandis que les palourdes sont traditionnellement placées dans du sable vaseux.

La plupart du temps, la simulation de l'habitat naturel n'est pas recherchée.

Seule la densité des reproducteurs dans les enceintes d'élevage est contrôlée. Dans la pratique, les charges de 0,5 à 1,5 kg/m² sont conseillées. Est-ce par mimétisme avec les densités d'élevage sur estran ? Seul John Bayes défie toute concurrence mais non pas tout bon sens en stockant les palourdes en colonne à environ 50 kg/m². Les palourdes ainsi tassées font elles-mêmes effet de sédiment et, dans ces conditions, la filtration ne paraît pas altérée.

La fécondation

La fécondation artificielle est une règle dans toutes les écloseries de mollusques. La procédure inclut des stress de différentes origines pour stimuler ponte et spermiation. Ovules et sperme sont collectés dans des récipients séparés. Puis les gamètes sont mélangés. A ce stade de l'opération, la polyspermie est souvent mentionnée comme provoquant de mauvais taux d'éclosion ainsi que le développement anormal des larves. Afin d'éviter ces problèmes, il est recommandé de respecter le rapport de 10 spermatozoïdes pour 1 ovule.

L'incubation

L'élevage des mollusques se pratique généralement jusqu'au stade D en eau non renouvelée, stagnante ou légèrement aérée, avec ou sans chloramphénicol. L'utilisation d'antibiotiques est souvent recommandée à doses faibles : 0,05 à 0,08 g/litre. Cette phase de l'élevage est très sensible. Les chocs mécaniques en particulier doivent être réduits au maximum. Les mauvais traitements entraînent l'abaissement des taux d'éclosion et l'augmentation des malformations larvaires répercutées jusqu'à la métamorphose.

1.2.3 - L'alimentation

Les effets de l'alimentation sont considérés comme au moins aussi importants que ceux de la température sur l'ensemble du phénomène reproduction. La gamétogenèse, la fécondité, la composition biochimique des gonades et des oeufs, les déformations et survies larvaires peuvent être affectées par les modifications de l'alimentation. Les mollusques compenseraient une déficience en qualité en absorbant un plus grand nombre de cellules. Par conséquent, les algues sont en général distribuées en continu et en excès à des concentrations de 30 à 300 cellules/µl. Les consommations par animal et par jour ont été estimées à 10^5 cellules, ce qui représente en moyenne annuelle une valeur supérieure à la consommation en milieu extérieur d'un facteur 100. Les besoins spécifiques sont mal connus. Pour pallier d'éventuelles carences et en même temps la variabilité de la qualité des cultures d'algues, les géniteurs sont le plus souvent nourris d'un mélange de trois espèces d'algues au moins, dont une diatomée. Les veneridae, en particulier Ruditapes philippinarum se reproduisent bien en se nourrissant exclusivement de diatomées, Chaetoceros ou Skeletonema, par exemple.

1.2.4 - La lumière

La ponte pourrait être stimulée par une augmentation de l'intensité lumineuse, de jour par l'ensoleillement, de nuit sous l'effet de l'éclairage lunaire. A noter pour ce dernier point que des pontes importantes sont observées au moment des pleines lunes et (ou) des fortes marées. Dans la mesure où elles doivent être associées à des mises à sec et (ou) des dessalures importantes et (ou) des variations plus fortes de la température, il est difficile d'attribuer au seul éclairage la responsabilité du déclenchement des pontes.

En résumé, on retiendra que, en matière de stockage des reproducteurs, il n'existe pas de normes zootechniques bien établies. Pour une qualité d'eau "moyenne" de salinité 32-36 ‰, les facteurs les plus déterminants, pour la qualité de conditionnement, sont autant la température que l'alimentation (par les éléments dissous ou les algues fourrages distribuées). Sauf exception (Pecten maximus, Ostreidae), les besoins en température pendant la gamétogenèse ont été définis empiriquement. Par ailleurs, les scénarios de stimulation de ponte sont directement inspirés des travaux de Loosanoff sur l'huître (1963) : chocs thermiques successifs d'un 5-10°C. Les résultats sont très variables d'une espèce à l'autre. Quand cette technique échoue, un cocktail d'autres est testé : mises à sec, UV, chocs mécaniques, dessalures ... Dans l'ensemble les veneridae répondent moins bien que les pectinidae et les ostreidae aux diverses stimulations. Pour l'alimentation, les conseils se résument en deux mots : variété et quantité. Le choix des reproducteurs est en troisième position dans la liste des facteurs déterminants.

1.3 - Effet "de la reproduction et de l'incubation" sur l'élevage larvaire

L'intitulé de ce paragraphe résume la seconde partie du questionnaire. Le tableau 1 en rapporte les résultats, exprimés en intensité relative, des effets attribués à chaque grande catégorie de facteurs. Cinq points doivent surtout retenir l'attention :

1) Les caractéristiques intrinsèques modifieraient essentiellement les taux d'éclosion des oeufs puis, moins fortement, les taux de malformation au stade D, la croissance avant métamorphose, le taux de métamorphose et la survie des juvéniles.

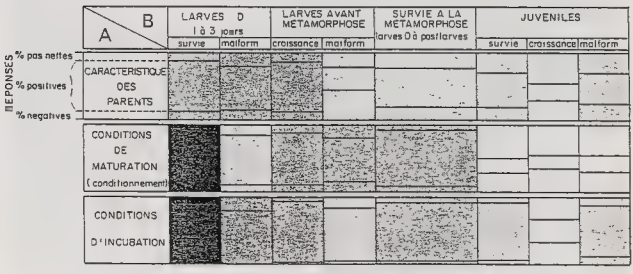
2) Le mode de conditionnement des reproducteurs influencerait en premier lieu des taux d'éclosion et de métamorphose puis, à un moindre degré, la croissance avant métamorphose et les malformations larvaires jusqu'à la métamorphose.

3) L'impact des conditions d'incubation est proche de celui des conditions de stockage des reproducteurs : influence prédominante sur les taux d'éclosion et les malformations des larves D puis, à un niveau plus faible, sur la croissance des larves avant métamorphose et sur le taux de métamorphose, enfin légèrement sur les malformations des larves pédivéligères, et de manière inattendue sur la survie et la croissance des juvéniles.

4) Les correspondants soulignent clairement l'effet de certains facteurs extrinsèques (globalement caractéristiques du conditionnement des reproducteurs et de l'incubation des oeufs) sur l'élevage des jeunes. Séparément ou par effet conjugué, ils pourraient faire échouer à eux seuls un élevage, au moins jusqu'au stade pédivéligère. Par contre, la nature des relations entre caractéristiques propres des parents et élevage est ignorée. Elle est cependant suspectée et jugée non négligeable.

5) L'effet de ces facteurs, quelle qu'en soit l'origine, se ressent essentiellement en élevage larvaire et au cours de la métamorphose. Il est moins souligné aux stades juvéniles pour lesquels les réponses sont, en plus, souvent contradictoires. Les relations les plus marquées sont, par intensité décroissante, les relations entre type de conditionnement ou d'incubation et taux d'éclosion, de survie et de croissance larvaire avant métamorphose. L'impact du conditionnement et de l'incubation sur le nombre de larves métamorphosées, bien qu'étudié, apparaît mineur comparé aux relations précédemment citées.

Tableau 1



2 - COMPARAISON DES DONNEES DE L'ENQUETE AVEC CELLES DE LA LITTERATURE

A L'exception des Ostreidae, la bibliographie relate peu d'expériences d'écloseries de bivalves. Par ailleurs, vingt six références seulement font clairement état des relations entre conditionnement et succès de l'élevage larvaire. Ces données concernent aussi essentiellement les huîtres et accessoirement Mercenaria mercenaria. Quoi qu'il en soit, les indications de l'enquête et de la littérature s'accordent pour toutes les espèces. Dans les deux cas, des corrélations sont clairement exprimées jusqu'à la métamorphose entre reproduction et élevage des jeunes. Pour les phases ultérieures de l'élevage, les relations sont le plus souvent incertaines ou contradictoires.

La figure 1 amalgame et résume ces principales corrélations. Elle montre par ailleurs que :

- jusqu'à présent la qualité de l'élevage est essentiellement jugée en fonction des deux paramètres survie et croissance ;

- la relation succès de l'élevage - accumulation de réserves dans l'adulte et dans l'ovule ne fait aucun doute. Mais jusqu'à présent, seules les réserves en glycogène et lipides ont fait l'objet d'une investigation précise ;

- l'âge, la taille ou la survie moyenne d'un groupe de larves atteignant la métamorphose sont aussi bien liés aux caractéristiques des oeufs qu'aux conditions générales de l'élevage larvaire. Détail intéressant : diamètre et densité des oeufs permettraient de préjuger du succès de la métamorphose. A noter enfin, bien que cela n'apparaisse pas sur le schéma, que la durée de chaque sous-stade pédivéligère, considéré comme stade d'attente de la métamorphose, permettrait aussi de prévoir le bon déroulement de la métamorphose.

Au-delà des corrélations entre reproduction et suivi de l'élevage, l'enquête offre l'avantage, par rapport à la bibliographie, de nous conforter dans de nouvelles pistes originales de recherche. Par exemple, effet des dessalures et des éléments dissous de l'eau de mer sur les prémices et le bon déroulement de la gamétogenèse.

3 - CONCLUSIONS GENERALES

La reproduction des mollusques en écloserie n'a pas fait l'objet de nombreuses recherches publiées ou non publiées, leur haute fécondité (entre 5 et 20.10^6 oeufs par femelle) palliant jusqu'alors la variabilité de la qualité des oeufs. Quelques expériences ont toutefois été réalisées sur une famille de mollusques largement cultivée de par le monde : les Ostreidae. Puis, chacun a en fait adapté à de nouvelles espèces ces connaissances acquises sur l'huître. Par conséquent, on compte aujourd'hui autant de techniques de stockage et d'alimentation des reproducteurs ou de techniques de stimulation des pontes qu'il existe d'espèces cultivées et d'écloseries. Tous se soucient pourtant de mieux connaître les besoins spécifiques en matière de conditionnement pour améliorer et stabiliser la qualité des oeufs dont les effets sont appréciables jusqu'à la métamorphose. En d'autres termes, sélectionner très tôt des pontes de qualité connue pour mener au mieux l'élevage intéresse les écloseries, d'un point de vue expérimental, mais aussi économique. Le souhait est d'autant plus fort que certaines espèces désormais produites toute l'année en écloserie produisent des gamètes jugées de qualité médiocre lorsque la maturation est artificiellement déphasée par rapport à leur saison naturelle de gamétogenèse. C'est le cas par exemple pour Pecten maximus.

Pour établir de telles relations qualitatives entre les stades d'élevage, les points suivants devraient à notre sens mieux retenir l'attention. Ainsi,

1) L'individu pouvant être à l'origine de variations importantes dans les performances de reproduction, les résultats d'expérimentations doivent être analysés par traitement et par individu.

2) Pour tenter d'expliquer et de réduire le nombre de similitudes et de contradictions relevé dans la bibliographie ou les rapports d'enquête, plusieurs paramètres qualitatifs devraient être estimés en simultané.

3) D'autres critères que fécondité, survie et croissance devraient être utilisés pour juger les qualités de la gamétogenèse et de l'élevage larvaire.

En d'autres termes, quelles que soient les variables ou les espèces testées, chaque protocole pourrait inclure le suivi en parallèle de :

- paramètres biométriques en début et cours de gamétogenèse, indiquant l'état de santé des animaux ;

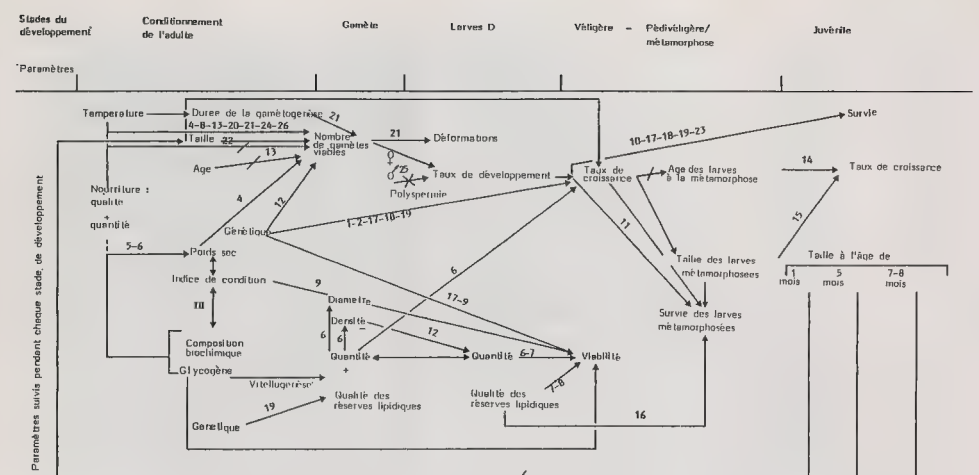


Figure 1 - Résumé des interactions entre différents stades de mollusques cultivés. Ces données proviennent de la bibliographie (numéros) et de communications personnelles

1 : Beaumont et al., 1984 - 2 : Beaumont, 1986 - 3 : Cochard et Gérard, 1987 - 4 : Fagan et al., 1985 - 5 : Gabbott and Walker, 1971 - 6 : Gallager and Mann, 1986 - 7 : Gallager et al., 1986 - 8 : Helm et al., 1973 - 9 : Lannan, 1980 - 10 : Herscherger et al., 1984 - 11 : Lipovsky, 1984 - 12 : Longwell, 1983 - 13 : Loosanoff and Davis, 1963 - 14 : Losee, 1979 - 15 : Losee, 1978 - 16 : Mann, 1984 - 17 : Mallet and Hadley, 1984 - 18 : Menzel, 1979 - 19 : Morse, 1984 - 20 : Muranaka, 1984 - 21 : Pieters et al, 1980 - 22 : Pipe, 1985 - 23 : Stanley et al., 1984 - 24 : Sundet, 1984 - 25 : Gruffydd and Beaumont, 1972 - 26 : Lannan et al, 1980.

- paramètres histologiques qualitatifs et quantitatifs pour obtenir, à un moment donné, la topographie et les quantités de réserves de la gonade ainsi que la dynamique d'incorporation de ces réserves ;

- paramètres biochimiques - composition globale et minérale ;

- paramètres zootechniques : nombre de pontes, nombre d'oeufs, de larves D, survie et croissance avant métamorphose, résistance des oeufs à des chocs d'origine diverse, dose létale 50 % des larves à jeun.

Une telle stratégie de recherche aurait la double ambition de :

- connaître les performances de larves issues de reproducteurs à caractéristiques différentes et (ou) ayant subi un conditionnement particulier ;

- augmenter les critères de jugement qualitatif d'un élevage.

Par ailleurs, cette approche permettrait aussi bien :

- de répondre aux préoccupations des éleveurs (optimisation des techniques de programmation des pontes et impact sur la qualité de l'élevage larvaire et post-larvaire) ;

- d'estimer rapidement les performances de reproduction d'une espèce dont l'élevage en écloserie est envisagé ;

- de préciser par espèce l'importance relative de différents facteurs extrinsèques et intrinsèques agissant sur la phase reproduction dans son ensemble.

REMERCIEMENTS

Ce papier n'aurait pu être rédigé sans l'aimable coopération de nombreuses personnes travaillant en France et à l'étranger, en établissements privés ou publics. Je remercie particulièrement N. Bourne, V. Lipovsky (Canada), M. Padilla (Chili), J.C. Bayes, A. Beaumont, W. Helm (England). J.P. Baud, M. Begin, J.C. Cochard, A. Gerard, Y. Le Borgne, A. Lucas, E. Marissal (France), M. Dravers (Guernesey), J. Le Dorven (Ireland), L. Curtin (New Zealand), A. Viera (Portugal), A. Ansell (Scotland), C. Roman, J. Fabregas (Spain), J. Barber, J. Donaldson, N. Hadrey, R. Mann, W. Menzel, M.H. Roberts (USA);

REFERENCES

Beaumont, A.R., 1986. Genetic Aspects of Hatchery Rearing of the Scallop, Pecten maximus (L.). Aquaculture, 57:99-110.

Beaumont, A.R., Gosling, E.M., Beveridge, C.M., Budd, M.D. and Burnell, G.M., 1984. Studies on heterozygosity and size in the scallop, Pecten maximus. In : P.E. Gibbs (Editor), Proc. 19th Eur. Mar. Biol. Symp. Plymouth, U.K., Cambridge University Press : 443-455.

Cochard, J.C. et Gerard, A., 1987. Production artificielle de naissain de coquille Saint-Jacques Pecten maximus (L.) en rade de Brest : analyse des facteurs affectant la croissance larvaire. Sixth International Pectinid Workshop, Menai Bridge U.K.

Fagan, D., Mackie, L. and Ansell, A.D., 1985. Reproduction, larval development and settlement of the scallop, Pecten maximus, in the Firth of Lorne and Loch Creran, W. Scotland. 5th International Scallop Workshop, La Coruna, Spain.

Gabbott, P.A. and Walker, A.J.M., 1971. Changes in the condition index and biochemical content of adult oysters (Ostrea edulis L.) maintained under hatchery conditions. J. Cons. int. Explor. Mer, Copenhague, 34(1): 99-106.

Gallager, S.M. and Mann, R., 1986. Growth and Survival of Larvae of Mercenaria mercenaria (L.) and Crassostrea virginica (Gmelin) Relative to Broodstock Conditioning and Lipid Content of Eggs. Aquaculture, 56:105-121.

Gallager, S.M., Mann, R. and Sasaki, G.C., 1986. Lipid as an Index of Growth and Viability in Three Species of Bivalvae Larvae. Aquaculture, 56:81-103.

Gruffydd, L.L. and Beaumont, A.R., 1972. A method for rearing Pecten maximus larvae in the laboratory. Marine Biology, 15:350-355.

Helm, M.M., Holland, D.L. and Stephenson, R.R., 1973. The effect of supplementary algal feeding of a hatchery breeding stock of Ostrea edulis L. on larval vigour. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 53:673-684.

Hershberger, W.K., Perdue, J.A. and Beattie, J.H., 1984. Genetic selection and systematic breeding in pacific oyster culture. Aquaculture, 39:237-245.

Lannan, J.E., 1980. Broodstock management of Crassostrea gigas. III-Selective breeding for improved larval survival. Aquaculture, 21:347-351.

Lannan, J.E., Robinson, A. and Breese, W.P., 1980. Broodstock management of Crassostrea gigas. II-Broodstock conditioning to maximize larval survival. Aquaculture, 21:337-345.

Lipovsky, V.P., 1984. Oyster egg development as related to larval production in a commercial hatchery. Aquaculture, 39:229-235.

Longwell, A.C., 1983. Recently reported, currently funded or proposed U.S. Studies in aquaculture genetics, or on genetics of natural or stocked populations of some relevance to concepts of stock management. International Council for the Exploration of the Sea, C.M. 1983/F:11.

Loosanoff, V.L. and Davis, H.C., 1969. Rearing of bivalve mollusks. In : Marine Biology 1. Academic Press, London and New York, 135 pp.

Losee, E., 1978. Influence of heredity on larval and spat growth in Crassostrea virginica. In : Proceedings of the Ninth annual meeting World Mariculture Society, Atlanta, Georgia, January 3-6, 1978.

Losee, E., 1979. Relationship between larval and spat growth rates in the oyster (Crassostrea virginica). Aquaculture, 16:123-126.

Mallet, A.L. and Haley, L.E., 1984. General and specific combining abilities of larval and juvenile growth and viability estimated from natural oyster populations. Marine Biology, 81:53-59.

Mann, R., 1984. Sampling of Bivalve Larvae. North Pacific Workshop on Stock Assessment and Management of Invertebrates. Can. Special Publication of Fish. Aquatic Sciences, 92 Nanaimo, British Colombia, May 7-10, 1984.

Menzel, R.W., 1979. Genetic manipulations of bivalve mollusks for mariculture. Int. Council Expl. Sea., C.M. 1979/F:44.

Morse, D.E., 1984. Biochemical and genetic engineering for improved production of abalones and other valuable molluscs. Aquaculture, 39:263-282.

Muranaka, M.S. and Lannann, J.E., 1984. Broodstock management of Crassostrea gigas : environmental influences on broodstock conditioning. Aquaculture, 39:217-228.

Pieters, H., Kluytmans, J.H., Zandee, D.I. and Cadée, G.C., 1980. Tissue composition and reproduction of Mytilus edulis in relation to food availability. Netherlands Journal of Sea Research, 14(3):349-361.

Pipe, R.K., 1985. Seasonal cycles in and effects of starvation on egg development in Mytilus edulis. Marine Ecology, 24:121-128.

Stanley, J.G., Hidu, H. and Allen, S.K.Jr, 1984. Growth of american oysters increased by popyploidy induced by blocking meiosis I but not meiosis II. Aquaculture, 37:147-155.

Sundet, J.H. and Lee, J.B., 1984. Seasonal variations in gamete development in the Iceland Scallop, Chlamys islandica. J. mar. biol. Ass. U.K., 64:411-416.

HALIOTIS, 19 (1989) : 325-334.

LE CYCLE SEXUEL DE *CERASTODERMA EDULE* L. (BIVALVE : CARDIIDAE) A BROUENNOU (FINISTERE)

par

Nora FERNANDEZ CASTRO*, Jacques GUILLOU**, Marcel LE PENNEC*, Juan José CARDENAS LOPEZ***

*Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 29287 BREST CEDEX, FRANCE
**Laboratoire d'Océanographie Biologique, Faculté des Sciences, 29287 BREST CEDEX, FRANCE
***Fundacion La Salle, EDIMAR, Aptdo 144, Edo. Nueva Esparta, VENEZUELA

ABSTRACT : SEXUAL CYCLE OF *CERASTODERMA EDULE* L. (BIVALVE : CARDIIDAE) IN BROUENNOU (FINISTERE)

Since 1981 a rapid increasing of heart cockle culture has been observed at the sea-side of Brouennou (Finistère), leading to a disturbance of a great part of the intertidal zone. The local populations of *Cerastoderma edule* were followed as a part of the National Programme on the Determinism of Recruitment. During 1986 a twice a month sampling was carried out in the aim to study the sexual cycle of this species.

The periods of gamete emission were identified by means of a condition index and a practical maturity scale. The results also show that gametogenesis occuring during winter and summer is followed by a partial spawning arising between the end of May and the beginning of June. A renewal of gametogenetic activity is then observed, followed by two other spawnings, in August and October.

Analysis of histological sections allowed a better understanding of fluctuations of sexual cycle and mainly of partial emissions occuring during summer and autumn.

Parasitic affections were observed during this study. The species of parasites identified affect, directly or indirectly, the fecundity and may induce castration of the bivalve.

RESUME :

La plage de Brouennou (Finistère), qui possède une population de coques *Cerastoderma edule*, connaît depuis 1981 un développement rapide de la venericulture qui entraîne un bouleversement d'une grande partie de la zone intertidale. C'est dans ce contexte que nous avons entrepris une étude sur *C. edule*, qui s'intègre dans le Programme National sur le Déterminisme du Recrutement. Ceci suppose des recherches en amont sur la connaissance du cycle sexuel de ce bivalve. Un échantillonnage bimensuel réalisé en 1986 a permis de suivre l'évolution du cycle gamétogénétique.

L'indice de condition et une échelle de maturité ont permis de situer les périodes d'émission des gamètes. Les résultats obtenus montrent également que la gamétogénèse, nivernale et printanière, est suivie d'une ponte partielle ayant lieu entre la fin mai et le début juin. Un regain de l'activité gamétogénétique est ensuite constaté, aboutissant à des nouvelles émissions en août et en octobre.

L'analyse de coupes histologiques a permis de mieux cerner les fluctuations du cycle sexuel et notamment les émissions partielles qui se produisent en période estivale et automnale.

Des infestations parasitaires ont été décelées au cours de cette étude. Les différentes espèces de parasites mises en évidence jouent un rôle direct ou indirect sur la fécondité et peuvent entraîner la castration du bivalve.

Mots clés : *Cerastoderma edule*, cycle sexuel, parasitisme, Finistère (France).

Key words : *Cerastoderma edule*, sexual cycle, parasites, Finistère (France).

INTRODUCTION

Cerastoderma edule L., mollusque bivalve de la famille des Cardiidae, présente une vaste distribution géographique. Il occupe principalement le littoral à marées, depuis

la mer de Barentz jusqu'au Sénégal. En revanche, il est peu répandu en Méditerranée où domine *C. glaucum*.

Sur le littoral Manche-Atlantique français, *C. edule* fait l'objet d'une pêche à pied active sur les faciès de sédiment meuble, aux niveaux médiolittoral et infralittoral exondables. Il peut atteindre des densités de l'ordre de 50-100 individus/m^2 dans certains bancs de l'estuaire de la Somme (Desprez et al., 1986), et jusqu'à 1 000 individus/m^2 dans des zones à sable envasé du littoral du pertuis charentais (Sauriau, 1987).

Au cours des dernières années, ces exploitations artisanales connaissent des fluctuations liées à plusieurs facteurs comme : des mortalités survenant sur une fraction de la population, un recrutement aléatoire, la présence de parasites...

L'intégration, en 1986, de *C. edule* dans le Programme National sur le Déterminisme du Recrutement (PNDR) a permis de développer des recherches visant à la connaissance du cycle de maturité des populations littorales et à la compréhension des phénomènes biologiques liés aux fluctuations observées dans ces populations. C'est dans cette optique qu'une étude du cycle sexuel a été effectuée sur une population de l'anse de Brouennou (Finistère nord). Ce site connaît depuis 1981 un développement rapide de la vénériculture qui entraîne un bouleversement d'une grande partie de la zone intertidale.

L'étude a été réalisée suivant diverses méthodes :

- l'échelle pratique de maturation qui, à partir d'observations immédiates, permet de déterminer la maturation gonadique et de déduire les périodes des émissions des gamètes ;
- l'indice de condition, méthode complémentaire qui traduit l'état physiologique de l'animal et permet de mieux cerner les périodes d'émission des gamètes ;
- le suivi de la gamétogenèse, en microscopie photonique, qui permet d'une part de préciser l'intensité des émissions de gamètes et les processus de restauration du tissu gonadique et, d'autre part, de révéler la présence de parasites et leur conséquence sur la reproduction du bivalve.

MATERIEL ET METHODES

Un échantillonnage bimensuel de *C. edule* a été effectué entre janvier 1986 et février 1987 à Brouennou, entre les embouchures de l'Aber Wrac'h au nord et l'Aber Benoît au sud (04° 37' E ; 48° 35' N). C'est une anse à hydrodynamisme modéré, protégée de la houle du large par des îlots et des roches ; morphologiquement, il s'agit d'un estran de faible pente, à sable fin légèrement envasé.

La salinité de l'eau interstitielle, relevée au cours de l'année d'étude, varie entre 33,5 et 35‰, celle de l'eau surnageante entre 30 et 35‰. La température de de l'eau interstitielle fluctue entre 17°C en été et 6°C en hiver, alors que celle de l'air varie entre 16° et 7°C.

Chaque prélèvement de 50 à 60 individus a été réalisé de manière à échantillonner toutes les tailles à partir d'une longueur de 20 mm, ceci afin de prélever uniquement les animaux sexuellement différenciés. Une quarantaine d'individus sert à la détermination du stade de maturité sexuelle par observation immédiate et biopsies. L'échelle pratique de Lucas (1965) a été adoptée, moyennant quelques modifications (tableau 1).

Tableau 1 - Comparaison entre l'échelle pratique et celle utilisée pour l'observation de coupes histologiques.

Echelle pratique pour observation immédiate	Echelle pour observation de coupes histologiques
Stade A : Glande génitale non discernable, pied à l'aspect aqueux. Sexe non déterminable ni par observation macroscopique ni par observation microscopique des frottis.	Repos gonadique (caractérise trois étapes de l'évolution gonadique) : + Repos sexuel sensu-stricto: très rare dans nos échantillons. Le sexe ne peut pas être déterminé. Les acini, noyés dans du tissu conjonctif abondant, sont réduits en nombre et en volume. + Prévitellogénèse: ovogonies et ovocytes prévitellogéniques adhérant aux parois des acini qui restent de petite taille et entourés d'un abondant tissu conjonctif. + Regression: celle-ci correspond à l'aspect de la gonade après vidange totale des gamètes. Les acini sont presque entièrement vides. Dans la lumière de l'acinus subsistent quelques ovocytes résiduels, et eventuellement des ovogonies collées aux parois.
Stade B : Glande génitale opacifiée, discernable par transparence à travers le muscle du pied. Pied ferme, consistant et non gonflé. Sexe difficilement déterminable à l'oeil nu. L'examen microscopique des frottis montre de nombreux ovocytes pour la plupart pyriformes, les spermatozoïdes, de forme typique (tête allongée à deux spires) sont inactifs pour la plupart d'entre eux.	Gamétogénèse : la lumière des acini s'est élargie, mais le tissu conjonctif qui les entoure reste abondant. Les ovocytes, vitellogéniques, immatures, encore de petite taille, adhèrent largement aux parois de l'acinus.
Stade C : Glande génitale bien évidente à travers le muscle du pied, ce dernier étant sensiblement gonflé, notamment vers sa base, autour de la masse viscérale. Donne s'étendant vers l'extremité du pied. Sexe déterminable à l'oeil nu: chez les femelles glande très blanche et d'aspect réticulaire; chez les mâles acini donnant un aspect granuleux de coloration rose saumon. Ecoulement des gamètes possible par légère incision de la gonade.	Maturité sexuelle : les ovocytes ont atteint leur taille maximale, ils sont entourés de gangues muqueuses volumineuses. La majorité d'entre eux sont libres et occupent toute la lumière de l'acinus. Leur forme devient donc polygonales. Collées aux parois subsistent, par endroits, quelques ovocytes pédonculés, quelques jeunes ovocytes et des ovogonies peu nombreuses. Le tissu conjonctif est peu développé.
	Restauration partielle : des acini présentant divers degrés de vidange coexistent avec des acini où se prosuivent des poussées ovocytaires rapides. Dans ces derniers on observe des ovocytes à tous les stades de développement.

Après détermination du stade de maturité sexuelle par observation immédiate, les mêmes individus servent au calcul de l'indice de condition. Pour cela, le poids sec de la chair et celui des valves sont déterminés après séchage à l'étuve (24 heures à 60°C). L'indice retenu est celui de Walne et Mann (1975) :

$$IC = \frac{10^3 \times \text{Poids sec de chair}}{\text{Poids sec des valves}}$$

Les 10-20 individus restants servent à l'étude histologique des gonades. Après fixation de l'animal entier dans du liquide de Bouin, la partie dorsale à la base du pied est prélevé pour déshydratation et inclusion dans un mélange paraffine-PSF 115. Pour chaque individu une série de coupes, d'une épaisseur de 5-7,5 µm, est effectuée à plusieurs niveaux de la glande génitale. Les coupes sont ensuite colorées au trichrome de Masson. Pour l'étude histologique de la gamétogenèse, une échelle de maturation à quatre stades a été utilisée. Les quatre stades sont définis sur le tableau 1 pour le cycle femelle. Chez les mâles, on observe la même séquence du développement de la gonade, mais des processus de restauration ne sont jamais observés.

On entend par émission principale, la vidange totale de la gonade d'au moins 50 % des individus de la population. Sont qualifiées d'émission secondaires, celles mises en évidence *a posteriori* par l'observation de processus de restauration partielle de la gonade d'au moins 25 % des individus de la population.

RESULTATS

C. edule est une espèce gonochorique. Cependant, l'analyse du sex-ratio montre une prédominance du nombre de femelles sur celui des mâles au cours de l'année (tableau 2).

Tableau 2 - Sex-ratio établi d'après l'échantillonnage effectué entre janvier 1986 et février 1987 à Brouennou.

Nb. total d'individus examinés	♂		♀		Ratio ♂♂:♀♀	Indéterminés	
	N	%	N	%		N	%
1038	426	41,0	505	48,7	1 : 1,19	107	10,3

Des variations du sex-ratio sont observées entre échantillons successifs, elles sont dues probablement, d'une part, à la difficulté de la détermination du sexe pendant le début de la gamétogenèse et, d'autre part, au nombre variable d'individus en repos sexuel ou ayant subi une castration parasitaire de la gonade.

Les résultats de l'application de l'échelle pratique de maturité sont présentés sous forme d'histogrammes (fig. 1). De janvier à la première quinzaine de mars, les cas de maturité, ainsi que ceux qui correspondent à un repos sexuel, sont relativement rares. Pendant cette période, plus de 75 % des individus manifestent une activité gamétogénétique. Avril-mai est une période de gamétogenèse intense. Début mai, 100 % des coques sont au stade C. En juin, une chute du pourcentage d'individus au stade C est observée. Elle traduit *a posteriori* qu'une émission de gamètes s'est produite à la fin du mois de mai. La vidange totale de la gonade n'est cependant observée que dans 2,5 % des individus prélevés fin juillet. Cette absence d'individus au stade A serait le signe d'une émission partielle de gamètes. A partir de la deuxième quinzaine de juillet, la proportion d'individus matures augmente de manière significative. Fin août, l'observation d'environ 10 % d'individus au stade A indique qu'une deuxième émission de gamètes a eu lieu. Une reprise plus faible de la maturation est observée fin octobre avec une émission probable vers le début du mois de novembre.

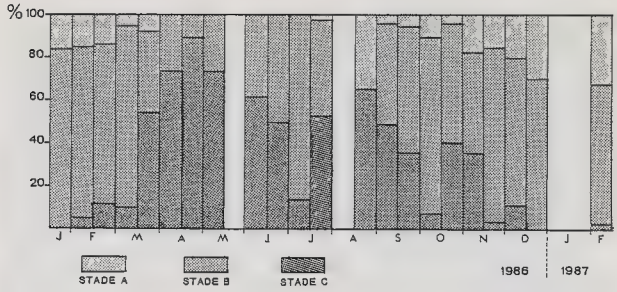


Figure 1 - Evolution du cycle sexuel de *C. edule* d'après les données de l'échelle pratique.

Les résultats de l'étude histologique de la gamétogenèse sont représentés graphiquement par la figure 2. Le repos gonadique est observé de la mi-novembre à la fin février pour au moins 50 % des animaux. Ce repos est caractérisé soit par une régression très marquée de la gonade, soit par un blocage du cycle en prévitellogenèse, ou plus rarement par un vrai repos sexuel. En revanche, des animaux mûrs sont observés tout au long de l'année,

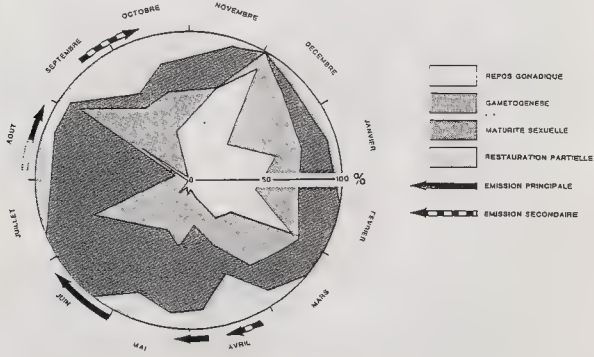


Figure 2 - Evolution du cycle sexuel de *C. edule* en 1986 d'après les données de l'histologie. En raison de l'absence d'échantillonnage fin juillet et début août, les données figurant sur le graphique pour cette période ont été extrapolées.

exception faite du début décembre. Le pourcentage d'animaux mûrs dépasse 50 % à partir de la première quinzaine d'avril. En même temps, on observe une augmentation progressive du pourcentage d'individus qui présentent une restauration partielle de la gonade. D'avril jusqu'en novembre, les stades de maturité et de restauration concernent de 35 à 90 % de l'ensemble de la population. Les émissions de fin avril, juin et fin août, sont assurées par 65 à 90 % des animaux. En dehors de ces périodes, il s'agit surtout d'émissions partielles de gamètes pour 25 à 30 % des individus.

L'évolution temporelle de l'indice de condition est identique pour toutes les tailles, tout au long de la période d'étude. En revanche, des différences entre mâles et femelles ont été observées, c'est pourquoi son évolution saisonnière a été suivie séparément pour chacun des sexes (fig. 3). De mars à fin mai, les deux courbes se superposent parfaitement, l'indice augmente de manière ininterrompue d'avril à la fin mai, où il atteint sa valeur maximale. Une chute d'environ 50 % de la valeur de l'indice survient entre la dernière semaine de mai et la première de juin. A partir de cette date, et jusqu'à la fin de cette étude, des écarts entre l'indice chez les mâles et chez les femelles sont observés, la valeur de l'indice restant supérieure chez les mâles. Vers la fin juillet, une nouvelle augmentation de l'indice est notée qui atteint un maximum pendant la deuxième quinzaine d'août. La valeur de l'indice redescend ensuite de manière irrégulière et une faible remontée est observée, vers la mi-octobre, chez les mâles, avant que l'indice ne retrouve, dès la fin novembre, les valeurs minimales d'hiver.

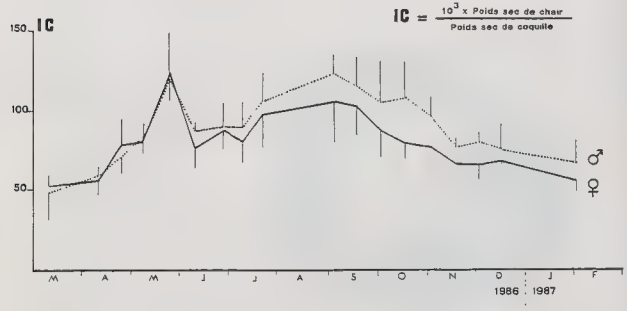


Figure 3 – Evolution de l'indice de condition en fonction du sexe chez *C. edule*. Les traits verticaux représentent, selon le cas, les écarts types supérieurs ou inférieurs.

Des nombreux cas de parasitisme ont été observés au cours de cette étude. Parmi les protozoaires parasites, des grégarines du genre *Nematopsis* ont été mises en évidence dans le tissu interstitiel et dans la masse viscérale chez environ 10 % des individus analysés entre janvier et avril. D'autre part, un cas de marteiliose (*Marteilia* sp.) a été mis en évidence au niveau de l'épithélium digestif. Parmis les métazoaires parasites, des sporocystes et des cercaires de trématodes ont été trouvés en moyenne chez 5 à 12 % des coques tout au long de l'année. Les formes observées sont à rapprocher du parasite *Labratema minimus* décrit par Maillard (1976). En revanche, le taux de castration pour l'ensemble de la population reste inférieur à 2 %, à l'exception des début juin et début novembre où il atteint respectivement 6 et 8,2 %. *C. edule* constitue un hôte intermédiaire pour le trématode dont le nombre diminue en hiver. Les stades larvaires du parasite sont observés exclusivement dans la gonade. Le nombre d'individus parasités, relevé au cours de l'étude, est restreint (96 sur l 104 individus analysés), mais il semble que les sporocystes se développent dès le mois de mars. Dès lors, et jusqu'en mai, les formes les plus fréquemment observées à l'intérieur des sporocystes sont les cellules germinales et propagatrices. Dès le mois d'août, et jusqu'en novembre, les sporocystes apparaissent surtout remplis par des jeunes cercaires en formation. Au stade cercaire, le parasite quitte le mollusque. Pendant l'hiver, le taux d'infestation reste proche de 5 %.

DISCUSSION

Les résultats obtenus montrent que le déroulement de la gamétogenèse, observé chez *C. edule* de l'anse de Brouennou, présente un certain nombre de particularités par rapport à ceux décrits dans la littérature. Ainsi, Cahour (1968) trouve, en rade de Brest, des coques au stade de repos sexuel en grande proportion à la fin de l'automne et durant les mois d'hiver. Dans l'estuaire du Crouch (Essex), Boyden (1971) signale qu'une grande partie de la population reste dans une phase indifférenciée pendant les mois d'hiver. Un stade de repos sexuel est aussi indiqué par Gimazane (1971) en baie de Veys d'octobre à mars ; ce stade est caractérisé "par la présence de tubules gonadiques réduits en nombre et en volume où seulement des spermatogonies ou ovogonies et quelques jeunes ovocytes fortement enracinés dans la paroi des tubules sont discernés". A Brouennou, un vrai stade de repos sexuel n'est jamais observé. De décembre à février environ 50 % des individus manifestent un repos gonadique caractérisé par une régression de la gonade ou par un blocage du développement sexuel en prévitellogenèse. L'autre moitié de la population présente différents degrés dans la gamétogenèse, les stades de maturité et de restauration de la gonade étant toujours présents à des pourcentages qui fluctuent entre 15 % et 30 %.

De nombreux auteurs considèrent que chez *C. edule* l'émission des gamètes, qui se produit en mai-juin, est un phénomène de caractère massif (Orton, 1926 ; Lebour 1938 ; Kristensen, 1956 ; Creek, 1960 ; Gimazane, 1971 ; Desprez et al., 1986 ; Yankson, 1986 ; Sauriau (com. pers.). Creek (1960), au pays de Galles, observe que l'activité gamétogénétique s'intensifie dès le printemps. Des animaux mûrs sont observés à partir de février. A Brouennou, des animaux mûrs sont observés tout au long de l'année, et, dès la mi-avril jusqu'à la mi-octobre, des émissions de gamètes peuvent se produire.

L'histologie permet de déceler deux émissions principales dans ce site, entre avril et juin, mais seule la deuxième a été mise en évidence par la méthode d'observation

immédiate. Il en est de même en ce qui concerne les résultats obtenus par l'indice de condition, où la première des deux émissions pourrait être masquée par la prise de poids de l'animal. En revanche, une troisième émission principale, au mois d'août, est mise en évidence par l'histologie, mais aussi par la méthode d'observation immédiate et confirmée par l'indice de condition. La période de ponte serait donc, d'une part, plus étalée dans le temps pour cette population que pour d'autres populations décrites par certains auteurs et, d'autre part, ne constituerait pas un phénomène de caractère massif. L'observation régulière de processus de restauration partielle de la gonade confirmerait l'existence d'évacuations partielles de gamètes pendant la plupart de l'année. L'un des auteurs (Guillou) a pu mettre en évidence des arrivées de juvéniles pendant tout l'automne jusqu'en novembre, puis, en plus faible nombre, pendant l'hiver jusqu'en février. Comme le montrent les résultats de l'étude histologique, les émissions de gamètes, y compris au début de l'hiver, seraient à l'origine de ces recrutements accessoires.

L'étude du cycle sexuel, au moyen de l'observation immédiate sur frottis ou coupes histologiques, permet d'obtenir des renseignements précis sur l'évolution gonadique. De ces deux méthodes, l'histologie permet de mieux caractériser les périodes où des restaurations partielles de gonade sont observées. Cependant, en raison du faible nombre d'individus analysés en histologie, cette méthode doit être considérée comme ayant une valeur plutôt qualitative. Il est donc nécessaire d'avoir recours à l'indice de condition pour lequel des nombres plus élevés d'individus sont pris en compte, ce qui permet de l'utiliser comme méthode quantitative. Etant données les modalités de la reproduction chez *C. edule*, et puisqu'une chute de l'indice de condition est *a priori* assimilée à une perte de matériel gonadique, il est nécessaire de prélever des animaux au moins deux fois par mois, pour bien évaluer l'intensité et la fréquence des changements au niveau de la gonade.

L'indice de condition s'avère, pendant certaines périodes, différent entre mâles et femelles et des variations du sex-ratio ont été observées. Il est donc nécessaire de bien choisir le nombre minimum d'individus de chaque prélèvement, de façon à éliminer les biais d'échantillonnage, et procéder de préférence à une analyse séparée pour chacun des sexes. Dans la baie de Veys, Gimazane (1971) observe que le nombre de femelles est inférieur de 10 % à celui des mâles et admet que l'espèce est gonochorique. Boyden (1971) signale un sex-ratio où le nombre de femelles dépasse de 21 % celui des mâles pour la population de *C. edule* de l'estuaire deu Crouch (Essex), admettant aussi qu'il s'agit d'une espèce gonochorique. Des valeurs semblables à celles mentionnées par cet auteur ont été observées à Brouennou. Dans ce site, quatre animaux hermaphrodites ont été trouvés au cours de cette étude. Cet hermaphrodisme semble cependant un phénomène isolé ne concernant qu'un nombre réduit d'acini. Un plus grand nombre d'observations serait nécessaire pour vérifier l'incidence des hermaphrodites sur l'ensemble de la population.

En ce qui concerne les phénomènes de parasitisme, les infestations décelées chez *C. edule* au cours de cette étude peuvent jouer un rôle direct ou indirect sur la fécondité du bivalve. Les infestations causées par *Nematopsis sp.* et *Marteilia sp.*, déjà mises en évidence par Poder et al. (1983) ne concernent pas les gonades, mais perturbent les fonctions vitales et impliquent un détournement de l'énergie de l'animal qui lutte contre elles. Ceci peut avoir un effet indirect, négatif, sur la fécondité du bivalve. L'abondance de ces parasites reste pourtant faible pour l'ensemble de la population. En revanche, les

infestations par des trématodes revêtent une plus grande influence et auraient un effet direct sur la fécondité. La littérature mentionne des cas de parasitisme dus aux trématodes chez *C. edule*. C'est ainsi que Gimazane (1971) trouve des cercaires d'un trématode appartenant au genre *Bucephalus* logées dans la glande digestive ou dans le "tissu conjonctif". De même, Boyden (1971) signale la présence de trématodes digènes dans la masse viscérale entraînant la castration pour environ 13 % des individus. Dans la population de Brouennou, le trématode est bien localisé et l'infestation intéresse exclusivement la gonade. Cependant, l'incidence du trématode sur la fécondité de la population reste faible par rapport aux données de la littérature concernant d'autres populations de ce bivalve, et ceci bien que le taux de prolifération maximale du parasite coïncide avec la saison des émissions principales.

En définitive, si on assiste à une diminution importante de la biomasse de coques à Brouennou, elle est vraisemblablement due à plusieurs facteurs. Cependant, il ne semble pas que les parasites, qui infestent une faible partie de la population, entraînent une diminution marquée du taux de fécondité. En raison d'émissions de gamètes étalées sur une grande partie de l'année, la stratégie reproductrice de cette espèce devrait lui permettre d'assurer un recrutement suffisant pour maintenir l'équilibre des stocks naturels. En conséquence, les causes de ces diminutions de la biomasse doivent-elles plutôt être recherchées, par exemple, dans les compétitions interspécifiques coques-palourdes ou dans l'action de facteurs écologiques sur la survie des juvéniles.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Alain Paimbéni (U.B.O., Brest) pour la réalisation des coupes histologiques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOYDEN, C.R., 1971. A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. J. mar. Biol. Ass. U.K., 51 : 605-622.

CAHOUR, A., 1968. Cycle de reproduction et sexualité de huit espèces de bivalves. Rap. D.E.S., Brest : 33 p.

CREEK, G.A., 1960. The development of the lamellibranch *Cardium edule* L. Proc. Zool. Soc. Lond., 135 : 243-260.

DESPREZ, M., DUCROTOY, J.P., et LEMOINE, M., 1986. L'exploitation des ressources naturelles de l'estuaire de la Somme. Bilan du recrutement estival 85 des coques *Cerastoderma edule* et impact sur le stock. Rap. IFREMER : 50 p.

GIMAZANE, J.P., 1971. Introduction à l'étude expérimentale du cycle sexuel d'un mollusque bivalve *Cardium edule* L. Thèse 3e cycle, Caen : 108 p.

KRISTENSEN, I., 1956. Differences in density and growth in a cockle population in the dutch wadden Sea. Arch. Neerl. Zool., 12 : 351-453.

LEBOUR, M., 1938. Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae. J. mar. Biol. Ass. U.K., 23 : 119-144.

LUCAS, A., 1965. Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. Bull. Biol. Fr. Belg., 99 : 115-247.

MAILLARD, C., 1976. Distomatoses de poissons en milieu lagunaire. Thèse Doctorat es-Sciences naturelles, Montpellier : 383 p.

ORTON, J.H., 1926. On the rate of growth of *Cardium edule*. Experimental ooservations. J. mar. Biol. Ass. U.K., 14 : 239-279.

PODER, M., AUFFRET, M., et BALOUET, G., 1983. Etudes pathologiques et épidémiologiques des lésions parasitaires chez *Ostrea edulis* L. Premiers résultats d'une recherche prospective comparative chez les principales espèces de mollusques des zones ostréicoles de Bretagne Nord. IFREMER, Act. Coll. 1 : 125-138.

SAURIAU, P.G., 1987. Les mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron. Quantification et répartition géographique des stocks. Haliotis, 16 : 527-541.

WALNE, P.R., et MANN, R., 1975. Growth and biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*. Proc. 9th Europ. mar. Biol. Symp., H. Barnes ed., Aberdeen University press : 587-607.

YANKSON, K., 1986. Reproductive cycles of *Cerastoderma glaucum* (Bruguière) and *C. edule* (L.) with special reference to the effects on the 1981-82 severe winter. J. Moll. Stud., 52 : 5-14.

HALIOTIS, 19 (1989) : 335-346.

POTENTIALITES DE LA LAGUNE DE OUALIDIA (MAROC) POUR LA CULTURE DES HUITRES

par

Meeransa Syed SHAFEE* et Albert LUCAS**

*Section Halieutique - Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II - B.P. 6202 - RABAT-INSTITUTS - RABAT (MAROC).
**Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 29287 BREST CEDEX (FRANCE).

ABSTRACT : POTENTIALITY OF OUALIDIA LAGOON (MOROCCO) FOR OYSTER CULTURE.

Potentiality of Oualidia lagoon for the cultivation of Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg) was estimated by rearing the oysters experimentally at different places of this lagoon. Growth and survival rates of oysters depend upon the duration of exposure to air. At complete immersion (0 % exposure level) growth rate was the highest and it decreased at the exposure period increased. Period of exposure to air affected the survival rate of young oysters only. For spats the mortality rate reach 70 % at 30 % exposure level. Planting spats in colder months (December, January or February) and protecting them by nylon or plastic mesh, would enhance their survival rate. Reproductive cycle of oysters reared in the dowstream part (up to a distance of 3 km from the inlets) was similar to those reared in other temperate regions. The ratio between dry body weight and shell weight of oysters increased as the distance of their culturing sites from the inlets increased. These experimental studies, conducted during 1984-1987, have shown that oyster culture industry can be intensified both in the upstream and downstream parts of the lagoon, to yield approximately 500 tons (live weight) per year. Prevalence of pathogenic bacteria observed in reared oysters, especially during warmer periods, may pose a health hazard to consumers and may require depuration.

RESUME :

Les potentialités de la lagune de Oualidia pour l'élevage des huîtres japonaises (*Crassostrea gigas* Thunberg) ont été étudiées en réalisant des élevages expérimentaux en différents points de la lagune. La croissance et la survie des huîtres dépendent de la durée d'exposition à l'air. Le taux de croissance est le plus élevé pour les huîtres en immersion constante et diminue au fur et à mesure que la période d'émersion augmente. La durée d'exposition à l'air affecte d'autant plus les taux de survie que les huîtres sont jeunes. Ainsi, pour le naissain, la mortalité atteint 70 % pour 30 % d'émersion. Le taux de survie peut être amélioré en introduisant le naissain seulement pendant les mois froids et en le protégeant en cours d'élevage par des mailles en nylon ou en plastique. Le cycle de reproduction des huîtres élevées dans la partie aval de la lagune (jusqu'à environ 3 km de la passe qui donne sur la mer ouverte) montre une évolution saisonnière similaire à celles observées dans d'autres régions tempérées. Le rapport entre le poids sec des tissus et celui de la coquille augmente en fonction de la distance entre le site d'élevage et la passe. Ces études, faites de 1984 à 1987, montrent que les activités ostréicoles peuvent être intensifiées aussi bien dans la partie amont que dans la partie aval de la lagune, pour atteindre une production d'huîtres en poids total proche de 500 tonnes/an. Les bactéries pathogènes dans les huîtres, notamment durant les périodes chaudes, peuvent créer des problèmes sanitaires. Des méthodes convenables d'épuration seraient nécessaires avant la commercialisation.

Mots clés : ostréiculture, *Crassostrea gigas*, lagune, Oualidia.

Key words : oyster culture, *Crassostrea gigas*, lagoon, Oualidia.

INTRODUCTION

Mis à part les Escargots, les Mollusques le plus consommés au Maroc sont les Huîtres, les Palourdes et les Moules. La consommation d'Huîtres au Maroc s'est développée à partir de 1920 avec des Huîtres non-indigènes importées de pays étrangers, comme le Portugal et la France. Elles étaient commercialisées après seulement quelques jours de stockage dans les eaux côtières. Comme la demande locale pour les Huîtres augmentait, leur élevage a été entrepris vers 1952 dans différents sites côtiers favorables : l'oued Bou-Regreg, et les lagunes de Moulay-bou-Selham, de Sidi Moussa et de Oualidia. Les essais ont porté sur plusieurs espèces : *Crassostrea angulata*, *C. gigas*, *C. rhizophorae* et *Ostrea edulis*. L'élevage de *Crassostrea gigas* s'étant montré le plus rentable, seule cette espèce a été retenue (Beaubrun, 1976). Cependant *C. gigas* ne produit pas de naissain au Maroc, ce qui oblige les ostréiculteurs à l'importer. La production actuelle d'Huîtres au Maroc dépend entièrement de trois parcs ostréicoles, tous situés dans la lagune de Oualidia, et alimentés par du naissain venant de Gironde, en France.

Espèce euryhaline et eurytherme, *C. gigas* a souvent bien répondu aux tentatives de conchyliculture pratiquées sur toutes les latitudes, sauf sans les régions tropicales et polaires. La lagune de Oualidia, étant nettement influencée par les phénomènes de marées et possédant des eaux relativement chaudes et riches en matière organique en suspension, apparaît comme un site favorable à la conchyliculture. Des demandes sur les marchés locaux et en Europe ont suscité les intérêts des investisseurs privés. La production actuelle d'Huîtres, en poids total, est de 150 à 200 tonnes par an. Cependant, l'ostréiculture est limitée à la partie aval de cette lagune sur une longueur de 4 km environ. La présente étude a été engagée dans le but d'améliorer la production de la lagune d'Oualidia, soit en modifiant les techniques d'élevage, soit en augmentant la surface d'exploitation, sans pour autant gêner les autres activités exercées telles que la pêche, le transport et le tourisme.

MATERIEL ET METHODES

A. Le site

La lagune de Oualidia, située sur la côte Atlantique à 130 km au sud de Casablanca est sous l'influence d'un climat tempéré chaud où la température atmosphérique moyenne mensuelle varie de 24°C l'été à 12°C l'hiver ; la période de pluie est étalée de septembre à avril avec des valeurs maximales en hiver (120 mm).

A l'aval de cette lagune, deux passes assurent la communication avec l'océan (Fig. 1). Cette zone élargie et sableuse se prolonge en amont sous forme d'un chenal long de 6 km et large de 0,4 km. A l'amont une digue sépare la lagune des marais salants. Des sources, réparties le long de la lagune, mais concentrées en amont, entretiennent une certaine dessalure.

La profondeur du chenal n'est pas uniforme et diminue vers l'amont. Pendant la basse mer de vive-eau, elle varie selon l'endroit de 1,80 m à 0,20 m. En conséquence, à marée basse, la température de l'eau est fortement influencée par celle de l'air. En plus des effets du marnage (environ 2 m d'amplitude), l'écosystème est aussi influencé par les variations des conditions climatiques atmosphériques, caractéristiques des régions tempérées.

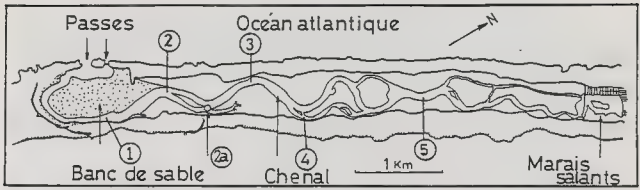


Figure 1 : Lagune de Oualidia : les stations sont représentées par des numéros.

B. Choix des stations expérimentales

Durant la période de 1983 à 1984, une seule station expérimentale a été choisie (Fig. 1). Elle est située approximativement à 1,5 km des passes, dans une zone occupée depuis 1956 par un ostréiculteur (parc NO.007). Une étude détaillée de cette station et de ses caractéristiques physico-chimiques et écologiques a déjà été publiée (Shafee, 1986 ; Shafee et Sabatié, 1986). Dans la présente étude, elle sera appelée Station 2a.

De janvier 1985 à décembre 1986, cinq autres stations expérimentales ont été choisies sur une distance de 5 km, à partir des passes (Fig. 1). La partie extrême de la région amont, qui s'étend sur environ 2 Km, n'a pas été prise en compte à cause de sa faible profondeur et de l'étroitesse du chenal. Les caractéristiques de chaque station sont résumées dans le tableau 1.

Tableau 1 : Caractéristiques des stations étudiées. B.M.V.E. = Basses mers des vives-eaux H.M.V.E. = Hautes mers des vives-eaux.

STATIONS	LOCALISATION	PROFONDEUR D'EAU		CARACTERISTIQUES DU FOND	
		B.M.V.E.	H.M.V.E.	Nature du substrat	Végétation
1	Face aux passes océaniques	1,0 m	3,2 m	Sable pur	Néant
2	A 1 km en amont de la station 1	2,0 m	4,3 m	Sablo-vaseux	Zostera
2a	A 1,5 km en amont de la station 1	0,8 m	3,0 m	Sablo-vaseux	Zostera
3	A 2 km en amont de la station 1	3,0 m	5,0 m	Vase	Cymodocées
4	A 2,5 km en amont de la station 1	2,7 m	4,8 m	Vaso-sableux	Cymodocées Algues vertes et rouges aux environs
5	A 5 km en amont de la station 1	0,2 m	2,5 m	Vase	Néant Algues vertes et rouges aux environs

C. Etude des paramètres physico-chimiques du milieu

Les trois paramètres étudiés : température, salinité, chlorophylle a, ont été mesurés quatre fois par mois, au moment du flot et du jusant en période de vives-eaux et de mortes-eaux dans les stations 1 à 5 de la lagune et, pour les comparer aux valeurs océaniques, des prélèvements ont été réalisés au niveau des passes, à marée haute.

Les mesures de température et de salinité ont été effectuées par un salinomètre portatif WTW.LF 191. En outre, sur des thermomètres maxi-mini placés dans chaque station, des lectures ont été faites lors de chaque prélèvement.

Pour l'étude de la chlorophylle, les prélèvements d'eau ont été faits à l'aide de bouteilles de polyéthylène de 1 l. Grâce à l'utilisation d'une barque motorisée, le temps nécessaire pour effectuer l'échantillonnage n'a jamais duré plus de 2 h. Au laboratoire de Oualidia, les échantillons d'eau ont été filtrés sur filtres Whatman GF/C à pores de 0,45 um et stockés au congélateur. Ils ont ensuite été analysés après extraction, au spectrophotomètre selon le protocole décrit par Aminot et Chaussepied (1983).

D. Expérimentations sur la croissance et la mortalité d'Huîtres non-détroquées

Le naissain est importé de France avec le collecteur sur lequel il est fixé. Les collecteurs, constitués de valves de *Pecten maximus*, sont disposés sur des fils de fer qui transpercent chaque valve en son milieu.

= Expériences à la station 2a

L'effet du temps d'émersion a été étudié à la station 2a, où les Huîtres ont été placées à trois niveaux d'émersion :

1. Immersion constante : les collecteurs sur fil sont placés dans un casier situé au-dessous du niveau des B.M.V.E.

2. Emersion à 13 % : c'est-à-dire où le temps journalier d'émersion est de 13 % par rapport aux 24 heures, ce qui correspond de 2 à 3 h d'émersion par jour. Dans ce cas, les collecteurs sont aussi placés dans des casiers.

3. Emersion à 20-30 % : dans ce cas les collecteurs, qui ont une longueur de 75 cm, sont mis en suspension. Le naissain, selon sa place sur le collecteur, subit 5 à 7 h par jour d'émission.

= Expériences aux stations 1, 2, 3, 4 et 5

Les potentialités de culture, dans la lagune de Oualidia, ont été testées en réalisant des élevages aux différentes stations. Dans ce cas, les élevages, effectués en casiers, ont été réalisés au niveau d'émersion de 13 %.

E. Expérimentations sur la croissance et la mortalité des Huîtres détroquées

Les Huîtres séparées de leur collecteur et séparées entre elles, sont placées au nombre d'environ 200 dans des casiers.

= Expériences à la station 2a

Dans cette station, l'effet de l'émersion a été testée en réalisant des élevages en casiers placés à trois niveaux : 0 %, 13 %, 30 % d'émersion.

= Expériences aux stations 1, 2, 3, 4 et 5

Pour tester les potentialités des différentes stations, les élevages ont été réalisés au niveau d'émersion de 13 % dans chacune des cinq stations considérées.

F. Expérimentations sur l'indice de condition

Elles ont été réalisées dans les stations 1, 2, 3, 4, 5 (donc à 13 % d'émersion) sur des individus de toute taille. Chaque prélèvement comportait environ 25 Huîtres de tailles différentes, prises au hasard dans un casier témoin.

La coquille et les tissus sont séparés et séchés séparément jusqu'à obtention d'un poids constant. Le poids de la coquille (W_s) et le poids sec des tissus (W_d) sont reliés par la relation linéaire suivante :

$$\text{Ln } W_d = \text{Ln } a + \text{Ln } W_s \cdot b$$

où le poids est exprimé en gramme et où "a" et "b" sont des coefficients de la droite de régression fonctionnelle décrite par Ricker (1973). En utilisant ces régressions mensuelles, le poids sec de l'animal standard (une huître qui a une coquille pesant 50 g) est calculé à chaque observation et pour chaque station. Cette valeur est considérée comme l'indice de condition dans cette étude.

RESULTATS

A. Paramètres physico-chimiques du milieu

Les valeurs moyennes mensuelles de température et de salinité, pour les cinq stations lagunaires et la station océanique, sont représentées figure 2. La chute de température en juillet, très forte dans l'océan et progressivement atténuée dans les stations de 1 à 5, est imputable à un phénomène d'upwelling. Pour la salinité, la station 5 se différencie (avec des valeurs de 25°/$_{oo}$ à 30°/$_{oo}$) très nettement des autres stations lagunaires (valeurs oscillant entre 30°/$_{oo}$ et 36°/$_{oo}$) et de la station océanique dont les valeurs varient peu autour de 36°/$_{oo}$.

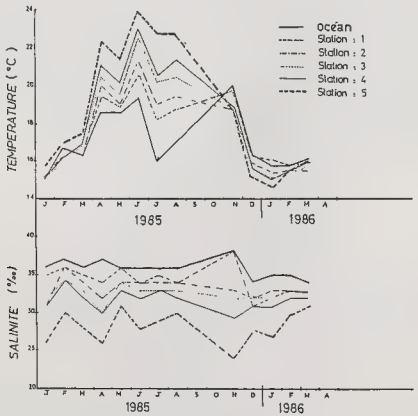


Figure 2 - Variations mensuelles de la température et de la salinité dans la lagune de Oualidia.

Les écarts journaliers de température (mesurée au thermomètre maxi-mini) et de salinité (mesurée au flot et au jusant) ont été établis pour les cinq stations tout au long de l'année. Le tableau 2 donne les valeurs les plus fortes et les plus faibles de ces écarts et précise les mois où elles ont été observées. Les écarts journaliers de température sont très faibles en hiver, mais dépassent 16°C en été. Les écarts de salinité, peu intenses, sont plus forts en hiver qu'en été.

Tableau 2 : Valeurs journalières extrêmes de la température et de la salinité observées dans la lagune de Oualidia. A : Amplitude des variations

SAISON	TEMPERATURE (°C)														
	Station 1			Station 2			Station 3			Station 4			Station 5		
	Maxi	Mini	A	Maxi	Mini	A	Maxi	Mini	A	Maxi	Mini	A	Maxi	Mini	A
Février	15	14.0	1.0	16.5	14.5	2	16.5	13.5	3	16.5	14.0	2.5	16.2	14.0	2.2
Juillet	25	13	12	25.5	14	11.5	29	13	16	28.5	15.5	13	27.2	16.7	10.5
	SALINITE (°/..)														
Décembre (saison humide)	35.28	22.45	12.83	35.38	27.45	7.93	35.28	29.28	6	35.28	28.49	6.79	33.39	25.58	7.81
Juillet (saison sèche)	36.68	34.28	2.45	36.78	35.59	3.19	36.68	32.20	4.48	36.68	30.71	5.97	33.70	27.72	5.98

Les valeurs moyennes mensuelles de la chlorophylle **a** sont plus élevées dans la lagune, particulièrement à la station 5, que dans l'océan. Elles sont les plus fortes de juin à septembre (Figure 3).

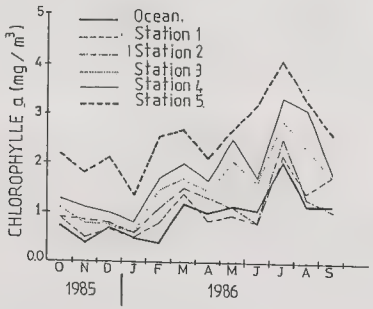


Figure 3 : Variations mensuelles des teneurs en chlorophylle a dans la lagune de Oualidia.

B. Croissance et mortalité des Huîtres non-détroquées

. Effet du temps d'émersion : Les résultats de croissance entre des élevages dont le temps d'émersion a été de 0 %, 13 % et 20-30 % sont illustrés figure 4. Plus le temps d'émersion est long et plus la croissance est faible. La mortalité de ces élevages culmine en juillet-octobre et affecte d'autant plus les Huîtres que l'émersions qu'elles subissent est prolongée.

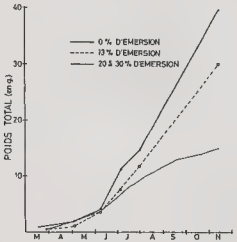


Figure 4 : Effet du temps d'émersion sur la croissance des Huîtres non-détroquées à la Station 2a de la lagune de Oualidia.

. Comparaison entre les différents sites : Les croissances observées dans les stations 1 à 5 (Figure 5) montrent qu'en un an les Huîtres des stations 4 et 5 atteignent 61 g, celles de la station 2 atteignent 47 g et celles des stations 1 et 3 seulement 35 g. La mortalité annuelle est un peu moins élevée (48 %) dans les stations 4 et 5 que dans les stations 1, 2 et 3 (55 %, 52 %, 50 % respectivement).

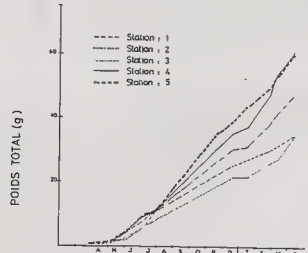


Figure 5 : Croissances comparées des Huîtres non-détroquées, élevées à 13 % d'émersion dans stations 1 à 5 de la lagune de Oualidia.

C. Croissance et mortalité des Huîtres détroquées

. Effet du temps d'émersion : Les résultats de croissance sont présentés dans le tableau 3 et confirment que le taux de croissance est inversement proportionnel aux taux d'émersion. La mortalité des Huîtres détroquées n'a pas montré de grandes variations en fonction du taux d'émersion.

Tableau 3 : Effet de l'émersion sur la croissance des Huîtres détroquées dans la station 2a de la lagune de Oualidia. Les nombres indiqués entre parenthèses correspondent à l'écart-type.

CATEGORIES D'HUITRES	POIDS (g)	0 % D'EMERSION	13 % D'EMERSION	30 % D'EMERSION
Jusqu'à 19 g	Initial	11.9 (3.0)	14.1 (3.7)	17.2 (3.4)
	Final	78.2 (23.6)	71.4 (19.7)	42.8 (21.7)
	Gain annuel	66.3	57.3	25.6
20 - 39 g	Initial	31.3 (6.0)	29.6 (5.3)	30.5 (5.7)
	Final	109.0 (35.2)	82.0 (20.8)	48.0 (28.1)
	Gain annuel	77.7	52.4	17.5
40 - 59 g	Initial	46.2 (5.2)	49.4 (6.0)	47.0 (5.6)
	Final	122,3 (27.4)	103.2 (22.1)	61.9 (25.1)
	Gain annuel	76.1	53.8	14.9
60 - 79 g	Initial	72.1 (5.8)	69.9 (5.7)	67.0 (6.0)
	Final	157.8 (31.3)	129.5 (20.6)	78.9 (26.0)
	Gain annuel	85.7	59.6	11.9
80 g et plus	Initial	89.3 (6.3)	98.3 (13.7)	108.0 (11.0)
	Final	179.9 (28.1)	159.4 (36.1)	119.7 (35.1)
	Gain annuel	90.6	61.1	11.7

. Comparaison entre différents sites : Les résultats de croissance sont présentés dans le tableau 4. On constate que dans la station 3 les gains de croissance sont plus faibles que dans les autres stations, surtout pour les Huîtres de grande taille. Il en est de même pour les mortalités, nettement plus élevées à la station 3 que dans les autres (Figure 6).

Tableau 4 : Taux de croissance annuelle d'Huîtres détroquées *(Crassostrea gigas)* élevées en casier dans la lagune de Oualidia, à un niveau de 13 % d'émersion.

CATEGORIES D'HUITRES	STATION 1		STATION 2		STATION 3		STATION 4		STATION 5	
	Poids initial moyen (g)	Gain de poids en 1 an (g)	Poids initial moyen (g)	Gain de poids en 1 an (g)	Poids initial moyen (g)	Gain de poids en 1 an (g)	Poids initial moyen (g)	Gain de poids en 1 an (g)	Poids initial moyen (g)	Gain de poids en 1 an (g)
Jusqu'à 19 g	14	47	15	61	13	57	14	64	17	53
20 - 39 g	30	54	30	56	29	47	24	64	31	49
40 - 59 g	50	58	52	61	51	38	48	47	47	54
60 - 79 g	70	57	70	74	69	39	70	58	67	44
80 g et plus	83	60	89	72	92	29	103	69	108	62
Moyenne	49	55	47	65	51	42	52	60	54	52

Figure 6 : Taux de mortalités annuels d'Huîtres détroquées de différentes tailles à l'origine (groupes 1 à 5) dans les stations 1 à 5 de la lagune de Oualidia.
Nota : Les groupes 1 à 5 correspondent aux 5 classes de poids définies dans les tableaux 3 et 4.

D. Comparaison entre Huîtres détroquées et non-détroquées

Bien que les méthodes d'élevages pour Huîtres détroquées et non-détroquées n'aient pas été strictement similaires, on peut cependant apprécier si le détroquage a un effet bénéfique ou non. Les seuls résultats complets de mortalités sont ceux obtenus dans les différents sites. Pour les Huîtres détroquées (Fig. 6), les valeurs oscillent entre 18 % (station 1) et 34 % (station 3) et la valeur moyenne pour les 5 stations est de 25,7 %. Pour les Huîtres non-détroquées (p. 7) les valeurs oscillent entre 48 % (stations 4 et 5) et 55 % (station 1), ce qui correspond à une valeur moyenne de 50 %. Le détroquage précoce a

donc pour effet de réduire sensiblement la mortalité.

La croissance est aussi plus favorable pour les Huîtres précocement détroquées (Tableau 4, Station 2) que pour les Huîtres non détroquées (Tableau 3, émersion de 13 %).

E. L'indice de condition

L'indice de condition qui a été choisi renseigne indirectement, par ses variations saisonnières, sur l'activité reproductrice. En effet, dans cet indice, l'élément variable est représenté par le poids sec de tissus et ce poids est lui-même fortement influencé par l'activité de la gonade. La figure 7 représente les valeurs de cet indice sur un peu plus d'un an. Les valeurs observées à la station 5 sont nettement supérieures à celles des autres stations ce qui indique un poids de tissus secs plus élevés pour un même poids de coquille, et s'explique par une activité reproductrice plus intense et plus longue (Huîtres dites "grasses") comme cela a été vérifié.

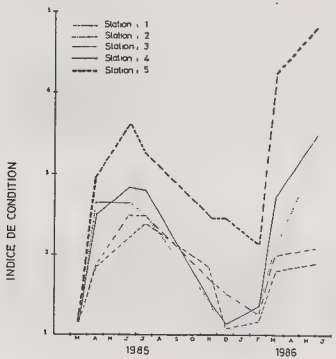


Figure 7 : Variations mensuelles de l'indice de condition des Huîtres détroquées en élevage à 13 % d'émersion, dans les stations 1 à 5 de la lagune de Oualidia.

DISCUSSION

Un certain nombre de résultats précis ont été obtenus dans cette étude sur la croissance, la mortalité, et l'indice de condition des Huîtres. Or ces trois paramètres sont essentiels en ostréiculture.

La croissance est d'autant plus forte que le temps des émersions journalières est faible. C'est là une observation classique qui a été faite notamment par Spencer et al. (1978) qui fixent à 10 % le niveau d'exposition à l'air la limite au-dessus de laquelle la croissance du naissain est affectée. La croissance est meilleure lorsque le détroquage est précoce. Ceci a déjà été constaté pour la même espèce dans le bassin de Marennes-Oléron par Berthomé et Fernandez-Castro (1980). Selon Shafee et Sabatié (1986) les ostréiculteurs de

Oualidia conservent les Huîtres sur les collecteurs d'origine pendant près d'un an, or si la croissance est normale pendant 6 mois, elle est ensuite contrariée par le manque de place. En ce qui concerne les différences de croissance d'une station à l'autre, les mauvais résultats obtenus à la station 3 peuvent s'expliquer par l'absence de courant en cet endroit (ce qui se traduit par un intense dépôt de vase sur les Huîtres). La nécessité d'une bonne circulation de l'eau pour assurer une croissance satisfaisante a déjà été soulignée par Walne (1974) et par Summer (1981).

La mortalité n'est en relation avec le taux d'émersion que chez les jeunes Huîtres. Shafee et Sabatié (1986) ont montré que l'introduction du naissain devrait se faire pendant les mois de décembre ou janvier, car à cette époque le naissain, qui ne risque pas le déssèchement, supporte bien l'émersion. La température de l'eau (qui ne descend pas au-dessous de 15°C) permet aux Huîtres de croître, si bien qu'en été, elles ont acquis une taille suffisante pour qu'elles soient capables de résister aux émersions par temps chaud.

Les valeurs particulières de l'indice de condition chez les Huîtres de la station 5 ne peuvent s'expliquer que par des conditions écologiques qui diffèrent des autres stations. Or, les trois paramètres étudiés sont concernés. A la station 5, les températures sont légèrement plus élevées, la salinité est nettement plus faible, le taux de chlorophylle est toujours supérieur. Il n'est pas possible actuellement, de préciser si le résultat dépend d'un ou plusieurs des facteurs étudiés, s'ils agissent en synergie, ou si d'autres facteurs non étudiés interviennent.

D'après une étude bactériologique réalisée sur 7 mois par El Mostafa (1986), il apparait que si de janvier à avril, les taux bactériens sont faibles dans les Huîtres, en mai, juin, juillet, les taux de Coliformes, de Streptocoques et de Staphylocoques dépassent en général 1000/ml et atteignent parfois 10 000/ml. En outre, le Vibrio parahaemolyticus a été trouvé présent d'avril à juillet. Ces résultats en période estivale sont préoccupants et conduisent à proposer la mise en place d'une station d'épuration, pour garantir la qualité sanitaire des Huîtres de Oualidia tout au long de l'année.

CONCLUSION

Cette étude écophysiologique sur les Huîtres de la lagune de Oualidia, a permis d'établir des relations, d'une part, entre les taux de croissance, les taux de mortalité, les indices de condition des Huîtres et, d'autre part, les conditions écologiques variables en fonction des saisons, des techniques d'élevage et de la place des élevages dans la lagune.

A la suite de cette analyse, il apparait qu'il est possible d'obtenir une plus forte production, par deux moyens : l'emploi de techniques mieux adaptées que celles utilisées actuellement par la profession ; l'augmentation de la surface d'exploitation. Les règles qui permettraient d'augmenter la croissance et de diminuer la mortalité sont les suivantes : (1) diminution des taux d'émersion, surtout pour le naissain ; (2) protection des Huîtres de tous âges par des filets lorsqu'elles sont en suspension ou utilisation de casiers grillagés pour éviter les pertes accidentelles et de prédation ; (3) introduction du naissain en hiver et non au printemps, comme cela se pratique traditionnellement ; (4) réalisation d'un détroquage précoce en adoptant ces quatre règles, avec le même nombre de naissains, la production annuelle passerait de 200 tonnes à 300 tonnes. Par augmentation des surfaces exploitées en aval (station 1) et surtout en amont (stations 4 et 5), la production pourrait atteindre ou dépasser les 500 tonnes annuelles sans arriver à une charge critique.

D'après les études réalisées, il serait possible de diversifier la qualité des Huîtres produites. La station 5 peut être utilisée pour obtenir des Huîtres "grasses" qui sont appréciées par une certaine clientèle, tandis que la station 1 produit surtout des Huîtres "maigres" appréciées par d'autres. Enfin, les vitesses de croissance, pour les ajuster aux demandes du marché, peuvent être modulées en jouant sur les taux d'émersion.

Ainsi, dans la lagune de Oualidia, des techniques ostréicoles basées sur les études fondamentales d'écophysiologie, devraient permetre de maîtriser la production ostréicole, aussi bien quantitativement que qualitativement.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leurs vifs remerciements aux organismes qui ont participé au financement de ces études, la Fondation Internationale pour la Science (Stockolm, Suède) et la Banque Mondiale (Washington, USA).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AMINOT, A., & CHAUSSEPIED M., 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO. BNDO/Documentation, Brest, 35 p.

BEAUBRUN, P.C., 1976. Les Huîtres au Maroc et l'ostréiculture dans la lagune de Oualidia. Bull. Inst. Pêches, Marit. Maroc. 22 : 13-143.

BERTHOME J.P. & FERNANDEZ-CASTRO N., 1980. Etude de la croissance et de la qualité de trois lots d'Huîtres creuses Crassostrea gigas dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979. C.I.E.M., 1980/K : 30, 14 p.

EL MOSTAFA R., 1986. Etude bactériologique des Huîtres dans la lagune de Oualidia. Thèse présentée à l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, pour obtenir le Doctorat Vétérinaire, 85 p.

RICKER W.E., 1973. Linear regression in fishery research. J. Fish. Res. Board Canada, Vol. 53 : 202-214.

SHAFEE M.S., 1986. Biological adaptation of pacific oyster (Crassostrea gigas Thunberg) in a Moroccan lagoon at Oualidia. IN : Aquaculture Research in the African Region, ed. E.A. Huisman, Pudoc Wagenigen : 227-245.

SHAFEE S.M. & SABATIE M.R., 1986. Croissance et mortalité des Huîtres dans la lagune de Oualidia (Maroc). Aquaculture, Vol. 53 : 201-214.

SPENCER B.E., KEY D., MILLICAN P.F. & THOMAS M.J., 1978. The effects in intertidal exposure on the growth and survival of hatchery-reared pacific oysters (Crassostrea gigas Thunberg) kept in trays during their first ongrowing season. Aquaculture, Vol. 13 : 191-203.

SUMMER C.E., 1981. Growth of Pacific oyster, Crassostrea gigas Thunberg, cultivated in Tasmania. I. Subtidal culture. Austr. J. Mar. Freshwater Res., 31 : 129-135.

WALNE P.R., 1974. Culture of bivalve molluscs. 50 years experience at Conway. Fishing News (Books) Ltd, Surrey, England.

HALIOTIS, 19 (1989) : 347-356.

ETUDE EPIDEMIOLOGIQUE PRELIMINAIRE D'UNE PARASITOSE A *PROCTOECES MACULATUS* (TREMATODA, DIGENEA) CHEZ LA MOULE DE BOUCHOT, *MYTILUS EDULIS* L., SUR LA COTE OUEST DU COTENTIN (FRANCE)

par

Jacques LE BRETON, Narjess KHALFALLAH et Pierre LUBET

Institut de Biochimie et de Biologie Appliquée. Esplanade de la Paix. 14032 Caen Cedex (France)

ABSTRACT : PARASITISM OF CULTURED MUSSELS (*MYTILUS EDULIS* L.) BY THE DIGENEAN TREMATODE, *PROCTOECES MACULATUS*, ON THE WEST COTENTIN COAST (FRANCE)

Parasitism of *Mytilus edulis* L. by the larval stages of *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 (Trematoda, Digenea, Fellodistomatidae) is recorded for the first time for the Normandy coast (Manche). Preliminary epidemiological analysis of a homogeneous population of mussels, cultivated on stakes, has shown a higher prevalence of parasitism on the top of the shore and the existence of a vertical gradient of the prevalence up the stakes. Prevalence is inversely correlated to mussel size. Female mussels are four times more often parasited than males. During infestation, the larval stages migrate in the blood lacunae and in the connective tissue and progressively invade the mantle. Genital activity ceases in the gonadic tubules immediately surrounding the sporocysts but is maintained in non-infected parts of the mantle. The parasitism could lead to increased mortality of the infected mussels and, hence, to inequality of the sex-ratio, the males becoming dominant. The life-cycle of the parasite is discussed.

RESUME:

Le parasitisme de *Mytilus edulis* L. par les stades larvaires de *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 (Trematoda, Digenea, Fellodistomatidae) est observé pour la première fois sur les côtes normandes. Une analyse épidémiologique préliminaire réalisée sur une population de moules cultivées sur des pieux (bouchots) montre que la prévalence est plus élevée sur le haut de l'estran et qu'elle varie selon un gradient vertical sur les pieux. La prévalence diminue selon une fonction inverse de la taille des moules. Les femelles sont quatre fois plus souvent infestées que les mâles. Durant l'infestation, les stades larvaires migrent dans les lacunes sanguines et le tissu conjonctif et envahissent progressivement les parois du manteau. L'activité génitale cesse dans les tubules gonadiques situés au voisinage immédiat des sporocystes. Elle se maintient dans les zones du manteau qui ne sont pas infestées. La parasitose pourrait être responsable d'une mortalité qui déséquilibrerait la sex-ratio en faveur des mâles. Le cycle biologique du parasite est discuté.

Mots clés : *Mytilus edulis* , *Proctoeces maculatus* , Trématode, sporocystes, parasitisme, activité génitale, sex-ratio.

Key words : *Mytilus edulis* , *Proctoeces maculatus* , Trematoda, sporocysts, parasitism, genital activity, sex-ratio.

INTRODUCTION

Le parasitisme de *Mytilus edulis* L., par des stades larvaires du Trématode digénétique Fellodistomatidae *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911, est signalé pour la première fois en Normandie, sur la côte ouest du Cotentin, où se pratique la culture sur des pieux enfoncés sur le sol (bouchots).

Selon les auteurs, cette espèce parasite aurait une vaste répartition mondiale. Elle manifesterait une grande variabilité des caractères taxonomiques couramment utilisés (Wardle, 1980) et elle aurait été décrite à plusieurs reprises sous des appellations différentes, au point que l'on puisse parfois se poser, avec Aitken-Ander et Levin (1985), la question de leur statut taxonomique. Les références citées dans le texte correspondent aux synonymies suivantes, actuellement proposées: *Proctoeces maculatus* (Looss,1901) Odhner, 1911 = *P. erythraeus* Odhner, 1911

= *P. ostreae*, Fujita, 1925 = *P. major* Yamaguti, 1934 = *P. magnorus* Manter, 1940 = *P. subtenuis* (Linton, 1907) Hanson, 1950 = *P. insolitus* (Nicoll, 1915) Dollfus, 1952 (= *Xenopera insolita* Nicoll, 1915) = *P. progeneticus* Dollfus, 1964 = *P. buccini* Loos-Frank, 1969 = *P. ichiharai* Shimura et Egusa, 1979 = *P. sp.* Ichihara, 1964 = *P. sp.* Shimazu, 1972 = *P. sp.* Smale et Buchan, 1981 = *Cercaria tenuans* Cole 1935 = *C. milfordensis* Uzmann, 1953 = *C. brachidontis* Hopkins, 1954 ; conformément aux propositions suivantes des auteurs : *P. maculatus* = *P. erythraeus* (Dawes, 1946; Manter et Pritchard, 1962) ; *P. maculatus* = *P. subtenuis* (Stunkard et Uzmann, 1959; Manter et Pritchard, 1962) ; *P. subtenuis* = *P. erythraeus* (Hanson, 1950; Manter, 1954; Freeman et Llewellyn, 1958) ; *P. subtenuis* = *P. magnorus* (Freeman et Llewellyn, 1958) ; *P. subtenuis* = *P. major* = *P. insolitus* (Freeman, 1962); *P. maculatus* = *P. progeneticus* = *P. buccini* = *P. sp.* Ichihara, 1964 (Bray et Gibson, 1980) ; *P. sp.* Ichihara, 1964 = *P. ichiharai* (Shimura et Egusa, 1979) ; *P. maculatus* = *P. ostreae* = *P. ichiharai* = *P. sp.* Shimazu, 1972 = *P. sp.* Smale et Buchan, 1981 (Bray, 1983) ; *P. maculatus* = *Cercaria milfordensis* (Stunkard et Uzmann, 1959) ; *P. maculatus* = *C. tenuans* = *C. brachidontis* (Wardle,1980).

Une étude épidémiologique a été engagée pour apprécier l'impact de la parasitose dans les élevages et pour déterminer les facteurs qui assurent sa propagation afin d'évaluer et de prévenir, dans la mesure du possible, les risques d'épizootie. Les travaux préliminaires exposés ci-dessous correspondent à une approche méthodologique et analytique destinée à orienter des recherches plus approfondies.

MATERIEL ET METHODES

Un échantillonnage a été réalisé en janvier 1984 sur les bouchots de la station d'Agon Coutainville (côte ouest du Cotentin, Manche), sur des moules qui ont été recrutées au mois de mars 1983 et qui ont été implantées sur les pieux au mois de juillet suivant. Elles sont agées de 10 mois et ont une longeur de coquille de 20 à 50 mm. Sur ce littoral soumis à un rythme de marée semi-diurne, les moules cultivées subissent un temps d'immersion d'autant plus long qu'elles se situent à un niveau plus bas sur les pieux et sur l'estran. Les échantillons ont donc été prélevés à différents niveaux pour rechercher une éventuelle corrélation entre le taux d'infestation et la position des moules sur les pieux et sur l'estran. Le 20 janvier 1984, 9 lots de 70 moules chacun ont été prélevés au total sur trois pieux alignés le long d'une radiale perpendiculaire à la côte et situés respectivement en haut, au milieu et en bas de la partie de l'estran occupée par les bouchots (niveaux des basses mers de coefficients 75, 85 et 95). Sur chaque pieu, 3 lots ont été prélevés, en bas, au milieu et en haut du pieu, respectivement à 0.50 m, 1.10 m et 1.70 m du sol.

Un deuxième échantillonnage a été réalisé le 3 juillet 1984 au même endroit. Il ne comprend cette fois que quatre lots prélevés sur le haut et sur le bas de deux pieux situés sur le milieu et sur le haut de l'estran.

Les moules sont mesurées sur leur plus grande longueur. Après ouverture, le sexe est déterminé et les parasites sont recherchés au microscope stéréoscopique. L'opération est contrôlée par l'observation de frottis réalisés sur des biopsies de manteau. Pour chaque classe de taille la sex-ratio est déterminée par le rapport du nombre de mâles sur le nombre de femelles. Une étude histologique a été réalisée sur des préparations d'animaux fixés au Bouin Hollande, colorées au Trichrome de Prenant Gabe. Les sporocystes et les cercaires de *Proctoeces maculatus* ont été observés au microscope, *in vivo* , entre lame et lamelle.

RESULTATS

Les sporocystes ont une forme ovale et une couleur orange caractéristique. Leur région antérieure a un mouvement exploratoire constant. Les cercaires, peu mobiles, présentent une protubérance sphérique caudale. Leur

épiderme est dépourvu d'épines. L'oesophage, court, se divise en deux cœcums intestinaux qui s'étendent jusqu'à l'extrémité postérieure du corps. L'appareil osmorégulateur comprend une vessie excrétrice en Y et 8 paires de protonéphridies: 2 [(2+2) + (2+2)]. Elles ont été identifiées à *Cercaria milfordensis* Uzmann, 1953.

ANALYSE DE LA PREVALENCE (échantillonnage de janvier 1984)

1. Valeur moyenne. La prévalence (exprimée par le pourcentage d'animaux examinés, parasités) a une valeur moyenne de 5,39 ± 1,80 % pour l'ensemble de la population (tableau n° I).

Pieu / Estran	Haut	Milieu	Bas	Ensemble de l'estran
Haut	1,43	2,86	1,43	1,90
Milieu	8,57	4,29	1,43	4,76
Bas	14,08	5,71	8,57	9,48
Ensemble du pieu	8,06	4,29	3,81	5,39

Tableau n°1. Pourcentages de moules parasitées sur les bouchots.

2. Variations de la prévalence sur les pieux et sur l'estran. Le pourcentage de moules parasitées présente de fortes variations: de 1,43 % à 14,08 % selon les prélèvements (tableau n°1). Il décroit du bas vers le haut des pieux, quelque soit le niveau sur l'estran (fig. 1: haut de l'estran: P=-10,54 H + 18,57 [R=1]; milieu de l'estran: P=-2,38 H + 6,66 [R=1]; bas de l'estran: P=-5,95 H + 9,76 [R=0,87]; P: prévalence; H: hauteur sur pieu; R: coefficient de corrélation). Ce gradient vertical du parasitisme sur les bouchots exprime une plus grande facilité d'infestation des moules vers le bas des pieux, en relation vraisemblablement avec une plus grande durée d'immersion ou une plus grande proximité du fond.

Par contre, il existe une grande variabilité de la prévalence selon les différents niveaux sur l'estran. Les valeurs observées sur le haut et sur le bas des pieux sont faiblement corrélées (tableau n° 1, fig. 2). Cette fois, le pourcentage d'animaux infestés tend plutôt à croître du bas vers le haut de l'estran. Ce phénomène est net sur le milieu des pieux où les valeurs sont bien corrélées (fig. 2: P=3,57N-2,38 [R=0,99]; P: prévalence; N: niveau sur estran). Le bas et le milieu de l'estran (respectivement 3,81 % et 4,29 %) sont, en moyenne sur l'ensemble des pieux, deux fois moins infestés que le haut (8,06 %)(tableau n°1). La durée d'immersion n'est donc pas le facteur régulateur dominant de la prévalence. Celle-ci parait être liée à un autre paramètre qui reste à déterminer, tel que la proximité d'un vecteur d'infestation par exemple.

Ces deux observations conduisent à penser que d'une façon générale, à un niveau donné sur l'estran, la prévalence augmente vers le bas des pieux mais qu'elle est globalement plus intense vers le haut de l'estran en fonction de facteurs qui restent à préciser.

3. Relation entre la prévalence et la taille des moules. La distribution des classes de taille de l'échantillonnage (fig. 3) montre que la population cultivée est très homogène. Dans les quatre classes les plus représentées (25 à 45 mm) la prévalence diminue lorsque la taille des moules augmente, selon une fonction exponentielle (fig. 4). C'est la première fois qu'une telle relation est signalée. Elle diffère de l'observation de Lang et Dennis (1976) qui constatent au contraire, chez *M. edulis* de la Shark River (New Jersey), une augmentation du

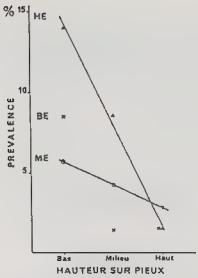


Fig. 1. Evolution de la prévalence en fonction de la hauteur sur les pieux.
HE: haut de l'estran, ME: milieu de l'estran
BE: bas de l'estran.

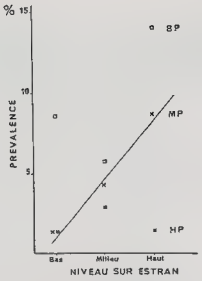


Fig. 2. Variation de la prévalence en fonction du niveau sur l'estran.
HP: haut de pieu, MP: milieu de pieu
BP: bas de pieu.

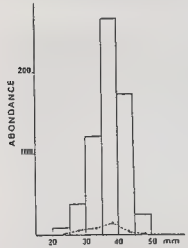


Fig. 3. Distribution des classes de tailles.
——— : moules examinées.
- - - - : moules parasitées.

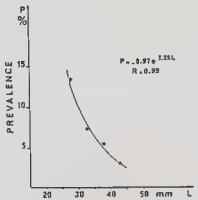


Fig. 4. Evolution de la prévalence en fonction de la taille des moules.

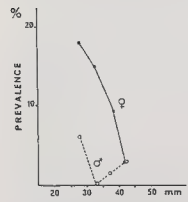


Fig. 5. Variation de la prévalence en fonction de la taille et du sexe des moules.

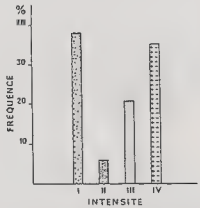


Fig. 6. Distribution de fréquence des quatre stades d'intensité du parasitisme chez les moules infestées.

pourcentage de moules parasitées par les sporocystes, avec la taille de l'hôte. Elle est cependant en accord avec l'observation par Machkevskii (1982) d'une baisse de la vitesse de croissance de *Mytilus galloprovincialis* de 1,5 à 2 fois dans les cas d'hyperinfestation par les stades larvaires du même parasite, dans la mer Noire.

4. Relation entre la prévalence et le sexe de l'hôte. On observe sur l'ensemble de la population que 8,19 % des femelles sont infestées alors que 2,08 % seulement des mâles le sont. Les femelles sont donc en moyenne près de quatre fois plus souvent parasitées que les mâles. Ce rapport n'est cependant pas constant pour toutes les classes de taille étudiées (fig.5). Ce résultat relativise la validité du modèle exponentiel précité qui traduit un phénomène moyen entre ce qui se passe chez les mâles et ce qui se produit chez les femelles. Les sous-fonctions exprimées dans la figure 5 ne recoupent pas le modèle global représenté par la figure 4 d'où la nécessité, dans une étude ultérieure, de décomposer l'analyse sur la base d'échantillons équivalents dans chaque classe de taille.

INTENSITE DU PARASITISME (échantillonnage de janvier 1984)

Le nombre de sporocystes par moule infestée (intensité) étant généralement trop important pour être compté, une échelle d'intensité a été établie en caractérisant quatre degrés dans l'évolution de l'infestation. Stade 1 : les sporocystes sont invisibles dans le manteau de la moule mais la couleur de la gonade est modifiée: jaune ocre chez les mâles et orange plus accentué que la teinte normale chez les femelles. La présence du parasite est confirmée sur frottis de biopsies. Stade 2 : des sporocystes bien développés et visibles déterminent dans le manteau une ou plusieurs plages ou l'activité génitale cesse. Celles-ci occupent jusqu'à un tiers du manteau. Stade 3 : les zones infestées du manteau occupent entre un tiers et deux tiers de celui-ci. Entre elles l'activité génitale se maintient. Stade 4 : Les sporocystes ont envahi tout le manteau qui prend l'aspect d'une fine membrane transparente. Ils sont visibles dans beaucoup d'organes tels que le muscle adducteur postérieur et la masse viscérale qui en est remplie. L'infestation évolue en atteignant successivement ces quatre stades. Conformément aux observations de Uzmann (1953), les sporocystes se développent dans les lacunes sanguines et les espaces intergonadiques du manteau qu'ils envahissent progressivement. L'activité génitale se maintient dans les zones du manteau qui ne sont pas infestées. Elle cesse dans les tubules gonadiques situés au voisinage immédiat des sporocystes qui restent cependant dans le tissu conjonctif et le système circulatoire. L'étendue du tissu germinal actif diminue au fur et à mesure de la multiplication du parasite.

Dans l'échantillonnage de janvier les stades 1, 2, 3 et 4 présentent respectivement les fréquences de 38, 6, 21 et 35 % (fig. 6). Cette distribution peut être déterminée par une différence de la durée des différents stades (stades 1 et 4 six fois plus longs que le stade 2, chez une moule infestée) ou par une variation dans le temps de la vitesse de propagation du parasitisme sur les bouchots (fréquences des stades 4 et 1 correspondant à deux vagues d'infestation successives dans les élevages, par exemple). La réponse à cette question nécessite une étude chronologique de l'évolution du parasitisme au niveau des individus et au niveau de la population.

D'autre part il est à signaler que des moules isolées dans des bacs d'eau de mer filtrée ont émis, pour certaines, des sporocystes et non pas des cercaires. Si ce phénomène n'est pas accidentel et si les sporocystes émis sont susceptibles de contaminer un nouvel animal, nous assisterions là à un allongement de la phase sporocytaire de multiplication du parasite qui ne se déroulerait plus chez un seul individu mais sur deux individus ou plus. Cette espèce révèle par ailleurs, selon les données bibliographiques, une capacité considérable à modifier son cycle biologique. Cependant cette dernière possibilité reste hypothétique et demande une confirmation expérimentale.

SEX-RATIO (échantillonnages de janvier et de juillet 1984)

Les quatre lots de juillet ont été comparés aux quatre lots de janvier prélevés aux mêmes niveaux (Tableau n° 2). Pour l'ensemble des quatre points de prélèvement, la sex-ratio des moules qui était de 0,98 en janvier s'est modifiée considérablement en faveur des mâles pour passer à 2,10 au mois de juillet. D'autre part la prévalence a fortement diminué pour passer de 6,05 % en janvier à 1,42 % en juillet. Si l'on considère que les femelles étaient quatre fois plus infestées que les mâles en janvier, et que Machkevskii et Parukhin (1981) ont signalé une mortalité massive de *Mytilus galloprovincialis* dans la mer Noire sous l'action du même parasite, ces deux observations suggèrent que le déséquilibre de la sex-ratio en faveur des mâles pourrait être lié à une mortalité massive des moules parasitées et particulièrement des femelles. Cependant, étant donné l'absence de recrutement sur les bouchots, le passage de la sex-ratio de 0,98 à 2,10 correspond à la disparition d'au moins 50 % des femelles, soit du quart de la population. Le faible pourcentage d'animaux parasités en janvier ne peut à lui seul en rendre compte. Cette hypothèse implique donc que la prévalence se serait considérablement élevée après le mois de janvier pour atteindre, compte-tenu des mâles parasités, au moins 30 % de la population. Une étude plus approfondie est nécessaire pour déterminer avec certitude la nature des phénomènes observés et démontrer l'action sélective du parasite sur son hôte.

	20.01.84	3.07.84
Prévalence	6,05 %	1,42 %
Sex-ratio	0,98	2,10

Tableau n° 2

DISCUSSION SUR LE CYCLE BIOLOGIQUE

Etant donné l'absence de moulière naturelle près des zones de bouchot, la question se pose de savoir si ce parasite est importé avec le naissain ou s'il réalise son cycle *in situ* . Une analyse épidémiologique du naissain reste à faire. Par contre, les variations de la prévalence observées sur les pieux et sur l'estran plaident en faveur d'une infestation locale. *Proctoeces maculatus* semble s'être fixé sur le site des élevages. Il est alors nécessaire de connaître son cycle biologique local et les espèces qui en hébergent les stades. Or, si l'on s'en réfère aux auteurs, (et sous réserve de la valeur taxonomique des synonymies proposées) ce cyle peut présenter d'énormes variations, tant par la nature des espèces infestées, que par la succession possible des hôtes empruntés.

Cette espèce présenterait une spécificité très large (voir Freeman et Llewellyn, 1958; Dollfus, 1964; BRAY, 1983). La forme adulte a été reconnue, entre autres, chez 59 espèces de Poissons (Bray, 1983) tels que des *Labridae* (Looss,1901), *Sparidae* et *Coridae* (Linton, 1907) *Blenniidae* (Odhner, 1911), *Serranidae* (Yamaguti, 1934), *Branchiostegidae* (Manter, 1940), *Latridae* (Manter,1954), *Pleuronectidae* (Ichihara et al.,1966), *Gobiidae* (Naidenova, 1967), par exemple. La métacercaire a été observée chez des Annélides Polychètes (*Nereis caudata* et *Hydroides norvegica* , Prévot, 1965; *Leptonereis glauca* , Dupouy et Martinez, 1973), chez des Mollusques Polyplacophores (*Acanthochites discrepens* , Prévot, 1965), Bivalves (*Mytilus galloprovincialis*, Prévot, 1965; *Ischadium recurvum* (= *Brachidontes recurvus*) et *Mytilopsis* (= *Congeria*) *leucopheata*, Wardle, 1980; *Crassostrea virginica* , Winstead et Couch, 1981), Gastéropodes (*Patella coerulea* , Prévot, 1965; *Haliotis discus hannai* , Schimazu, 1972; *Rissoa splendida*, Zdun et Ignatyev, 1980; *Nucella* (= *Thaïs*) *lapillus* , Pondick, 1983; *Crepidula convexa*, Aitken-Ander et Levin, 1985), Céphalopodes (*Octopus vulgaris*, Smale et Buchan, 1981) et chez des Echinodermes Echinides (*Anthocidaris crassispina*, *Diadema setosum* et *Hemicentrotus pulcherrimus*, Schimazu et Shimura, 1984). Sporocystes et cercaire ont été observés par de nombreux auteurs chez des bivalves: *Mytilus edulis*

(Cole, 1935; Uzmann, 1953; Stunkard et Uzmann, 1959), *Mytilus galloprovincialis* (Prévot, 1965; Dupouy et Martinez, 1973; Machkeskii et Parukhin, 1981), *Ischadium recurvum* (= *Brachidontes recurvis*) (Hopkins, 1954; Wardle, 1980).

A partir du cycle complet à trois hôtes proposé par Prévot en 1965 (sporocystes et cercaire chez une Moule, métacercaire chez un Annélide Polychète, adulte chez un Poisson) il semble, selon les références bibliographiques, que *Proctoeces maculatus* puisse raccourcir son cycle (fig. 7) de façon opportuniste et le réduire à deux hôtes invertébrés par suppression du poisson. Le développement ovigère se réalise alors sous la forme métacercaire progénétique ou la forme adulte dans le deuxième hôte invertébré qui peut être varié: Annélide Polychète (*Leptonereis glauca* , Martinez, 1974), Mollusque Bivalve (*Ostrea gigas*, Fujita, 1925; *Mytilus edulis* , Uzmann, 1953 et Stunkard et Uzmann, 1959; *Scrobicularia plana* , Freeman et Llewellyn, 1958) ou Gastéropode (*Gibbula umbilicalis* , Dollfus, 1964; *Turbo* (=*Batillus*) *cornutus*, Ichihara, 1964; Shimura et Egusa, 1979; *Rissoa splendida* , Dolgikh, 1967; *Buccinum undatum* , Loos-Frank, 1969; Bray et Gibson, 1980; *Nucella* (= *Thaïs*) *lapillus* , Bray et Gibson, 1980; Pondick, 1983; *Crepidula convexa* , Aitken-Ander et Levin, 1985). Il peut encore réduire son cycle au seul premier hôte qui devient alors hôte unique: tous les stades, larvaires et adulte, ont ainsi été observés chez *Mytilus edulis* par Stunkard et Uzmann en 1959. Le terme ultime dans le raccourcissement du cycle d'infestation de la moule, s'il se confirmait, serait la possibilité d'infestation d'un animal à un autre, directement par les sporocystes, en occultant les autres stades du cycle biologique du parasite.

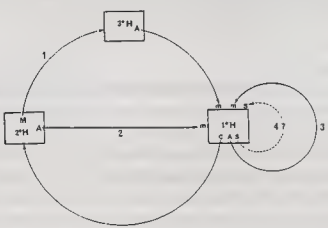


Fig. 7. Variations du cycle biologique de *Proctoeces maculatus*.
A: adulte, C: cercaire, H: hôte [1° H: Bivalves; 2° H: Annélides*, Polyplacophore, Bivalves*, Gastéropodes* Céphalopode, Echinodermes (* : possibilité de progénèse ou de développement adulte); 3° H: Poissons], M: métacercaire, *m*: miracidium, S: sporocyste. 1: cycle à trois hôtes, 2: cycle à deux hôtes, 3: cycle à un seul hôte (*Mytilus edulis*), 4: hypothétique réinfestation sporocytaire du premier hôte (*Mytilus edulis*).

Au delà de ses nombreuses variations, le cycle biologique de *Proctoeces maculatus* semble présenter des constantes géographiques qui pourraient correspondre à la mise en oeuvre de ses différentes possibilités en fonction des paramètres écologiques rencontrés ou qui pourraient être le fait de formes génétiquement distinctes. Ainsi le stade adulte dans le tube digestif d'un poisson, ne se rencontrerait que dans certaines régions (Adriatique, Looss,1901; Méditerranée, Prévot, 1965; mer Rouge, Odhner, 1911; Bermudes, Linton, 1907; Japon, Yamaguti, 1934; îles Hawaï, Manter et Pritchard, 1962; Nouvelle Zélande, Manter, 1954) et selon Prévot (1965), le cycle aurait tendance à s'abréger dans les eaux plus froides. Dans ce cas c'est le premier ou le deuxième hôte invertébré qui héberge la forme ovigère. Ainsi, dans l'Atlantique Nord et la Manche, celle-ci n'a été observée que chez des Mollusques. Il est

intéressant de noter qu'elle se localise alors de préférence dans le péricarde ou le rein du Mollusque hôte (Freeman et Llewellyn, 1958; Tripp et Turner, 1978; Schimura et Egusa, 1979; Pondick, 1983; Aitken-Ander et Levin, 1985). Enfin, chez *Mytilus edulis* les formes ovigères n'ont été observées que sur les côtes Atlantiques des U.S.A (Uzmann, 1953 puis Stunkard et Uzmann 1959, dans le Connecticut et le Massachusetts; Dennis, Sharp et Douglass, 1974 puis Lang et Dennis, 1976, dans le New Jersey; Tripp et Turner, 1978 dans le Delaware) tandis qu'en Europe, seuls les stades larvaires ont été signalés (Peneda, 1965 au Portugal; Canzonier, 1972 en Italie, sur des moules importées de la côte nord-ouest de l'Espagne). De la même façon, nous n'avons observé que des sporocystes et des cercaires dans les moules infestées.

Localement on peut donc s'attendre, à priori, à trouver la forme ovigère dans toute espèce benthique de Poisson, d'Annélide ou de Mollusque présente près des élevages. Selon les références bibliographiques cependant, les espèces locales les plus probables seraient des Mollusques Bivalves ou Gastéropodes parmi lesquelles se distingue *Thais lapillus*, prédateur de *Mytilus edulis*, qui est abondant sur les bouchots et dont la répartition sur les pieux et sur l'estran pourrait correspondre aux fluctuations de la prévalence.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Docteur Claude Maillard (Laboratoire de Parasitologie comparée. Université des Sciences et techniques du Languedoc. 34060 Montpellier Cedex.) qui nous a accueillis dans son laboratoire pour l'analyse anatomique des stades larvaires et la détermination de l'espèce.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AITKEN-ANDER, P., et LEVIN, N.L., 1985. Occurence of Adult and Developmental Stages of *Proctoeces maculatus* (Trematoda: Digenea) in the Gastropod *Crepidula convexa*. Trans. Am. Microsc. Soc., 104 (3) : 250-260.

BRAY, R.A., 1983. On the fellodistomid genus *Proctoeces* Odhner, 1911 (Digenea), with brief comments on two other fellodistomid genera. Journal of Nat. Hist., 17 (3) : 321-339.

BRAY, R.A., et GIBSON, D.I., 1980. The Fellodistomidae (*Digenea*) of fishes from the northeast Atlantic. Bull. British. Mus. Nat. Hist. Zoology series, 37 (4) : 199-293.

CANZONIER, W.J., 1972. *Cercaria tenuans*, larval trematode parasite of *Mytilus* and its significance in mussel culture. Aquaculture, 1 : 267-278.

COLE, H.A., 1935. On some larval trematode parasites of the mussel (*Mytilus edulis*) and the cockle (*Cardium edule*). Parasitol., 27 : 276-280.

DAWES, B., 1946. The Trematoda with special reference to British and other European Forms. Cambridge University Press : 644 p.

DENNIS, E.A., SHARP, M., et DOUGLASS, R., 1974. Carbohydrate reserves and phosphatase activity in the mollusc-trematode relationship of *Mytilus edulis* L. and *Proctoeces maculatus* (looss, 1901) Odhner, 1911. J. Helminthol., 48 : 1-14.

DOLGIKH, A.V., 1967. On progenesis in trematodes of the genus *Proctoeces* Odhner, 1911. Parazitologiya, 1 : 219-221 (en Russe).

DOLLFUS, R.-Ph., 1952. *Miscellanea helminthologica maroccana*, IV. Affinités naturelles de *Pseudochetosoma salmonicola* R.-Ph. Dollfus 1951 (Famille *Steganodermatidae* nov.). Emendation de la superfamille

Haploporoidea W. Nicoll 1935. Arch. Inst. Pasteur Maroc, 4 (5) : 369-386.

DOLLFUS, R.-Ph., 1964. Metacercaria: *Proctoeces progeneticus* (*Trematoda Digenea*) chez une *Gibbula* (*Gasteropoda Prosobranchiata*) de la côte atlantique du Maroc. Observations sur la famille *Fellodistomatidae*. Ann. Parasit. hum. comp., 39 (6) : 755-774.

DUPOUY, J., et MARTINEZ, J.-C., 1973. Action de *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) (*Trematoda, Fellodistomatidae*) sur le développement des gonades chez *Mytilus galloprovincialis* Lmk. C. R. Acad. Sc. Paris, série D, 277 : 1889-1892.

FREEMAN, R.F.H., 1962. Experimental infection of two species of wrasse with the digenean *Proctoeces subtenuis*. J. mar. biol. Ass. U.K., 43 : 113-123.

FREEMAN, R.F.H., et LLEWELLYN, J., 1958. An adult digenetic trematode from an invertebrate host: *Proctoeces subtenuis* (Linton) from the lamellibranch *Scrobicularia plana* (Da Costa). J. mar. biol. Ass. U.K., 37 : 435-457.

FUJITA, T., 1925. Etude sur les parasites de l'huître comestible du Japon: *Ostrea gigas* Thunberg. Traduction accompagnée de notes, de diagnoses et d'une bibliographie par R.-Ph. Dollfus. Ann. Parasit. hum. comp., 3 (1) : 37-59.

HANSON, M.L., 1950. Some Digenetic Trematodes of Marine Fishes of Bermuda. Proc. helm. Soc. Wash.,17, (2) : 74-89.

HOPKINS, S.H., 1954. *Cercaria brachidontis* n. sp. from the hooked mussel in Louisiana. J. Parasitol., 40 : 29-31.

ICHIHARA, A., 1964. On an adult trematode (*Proctoeces*) obtained from the top-shell *Turbo cornutus*. Jap. J. Parasit., 13 : 294-295. (en Japonais).

ICHIHARA, A., KATO, K., KAMEGAI, S., KAMEGAI, S., NONOBE, H., et MACHIDA, M., 1966. On the parasites of fishes and shellfishes in the Bay of Tokyo. (N°5). Parasites of *Kareius bicoloratus* (Basilewsky). Meguro Kiseichu Kan Geppo (Rep. Meguro Parasit. Mus.), 85-87 : 2-14 (en Japonais).

LANG, W.H., et DENNIS, E.A., 1976. Morphology and seasonal incidence of infection of *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 (Trematoda) in *Mytilus edulis* L. Ophelia, 15 (1) : 65-75.

LINTON, E., 1907. Notes on parasites of Bermuda fishes. Proc. U. S. nat. Mus., 33 : 85-126.

LOOS-FRANK, B., 1969. Zwei adulte Trematoden aus Nordsee-Mollusken : *Proctoeces buccini* n. sp. und *P. scrobicularíae* n. sp.. Z. ParasitKde, 32 : 324-340.

LOOSS, A., 1901. Ueber einige Distomen der Labriden des Triester Hafens. Zentbl. Bakt. ParasitKde, 29 (9) : 398-405.

MACHKEVSKII, V.K., 1982. Peculiarities of development and biology of the parthenites *Proctoeces maculatus* trematoda in the Black Sea mussels. Zool. Zh. (USSR), 61 (11) : 1635-1642.(en Russe).

MACHKEVSKII, V.K., et PARUKHIN, A. M., 1981. Role of trematodes of the genus *Proctoeces* in some coastal biocenoses of the Black Sea. Vestn. Zool. (USSR), 0 (1) : 59-61.(en Russe).

MANTER, H.W., 1940. Digenetic trematodes of fishes from the Galapagos Islands and the neighboring Pacific. Rep. Coll. A. Hancock Pacific Exped., 2 (14) : 329-497.

MANTER, H.W., 1954. Some digenetic trematodes from fishes of New Zealand. Tans. roy. Soc. N. Z., 82 (2) : 475-568.

MANTER, H.W., et PRITCHARD, M.H., 1962. Studies on digenetic trematodes of Hawaiian fishes : Families Fellodistomatidae, Opistholebetidae and Gyliauchenidae. Trans. Am. Microsc. Soc., 81 (2) : 113-123.

MARTINEZ, J.-C., 1974. La progénèse dans le cycle évolutif de *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner,1911 (Trematoda, Fellodistomatidae). Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N., 64 (3/4) : 39-46.

NAIDENOVA, N.N., 1967. Study of the helminth fauna of *Gobius niger* Linne in the Black Sea. Problemy Parazit. Trudy V Nauch. Konf. Parazit., U.S.S.R. : 486-588 (en Russe).

NICOLL, W., 1915. The trematode parasites of North Queensland. III. Parasites of fishes. Parasitol., 8 : 22-41.

ODHNER, T., 1911. Zum natürlichen System der digenen Trematoden. III. Zool. Anz. 38 (4) : 97-117.

PENEDA, M.C., 1965. Nouvelles observations sur l'infestation de *Mytilus edulis* et *Cardium edule* par des Trématodes, à la Ria de Aveiro. Cons. Int. Explor. Mer. Comm. n° 76 : 616-626.

PONDICK, J.S., 1983. The Geographical Distribution of an Adult Trematode, *Proctoeces maculatus*, in the Gastropod *Nucella lapillus* from New England. Proc. Helminthol. Soc. Wash., 50 (1) : 174-176.

PREVOT, G., 1965. Complément à la connaissance de *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odner, 1911 [syn. *P. erythraeus* Odhner, 1911 et *P. subtenuis* (Linton, 1907) Hanson, 1950]. (*Trematoda, Digenea, Fellodistomatidae*). Bull. Soc. Zool. Fr., 90 (1) : 175-179.

SHIMAZU, T., 1972. A Metacercaria of the Genus *Proctoeces* (Fellodistomatidae: Trematoda) from an Abalone, *Haliotis discus hannai*, of Rebun Island, Hokkaido. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 38 (8) : 813-816.

SHIMAZU, T., et SHIMURA, S., 1984. *Paralepidapedon* g. n. (Trematoda: Lepocreadiidae), with Descriptions of Metacercariae of *Paralepidapedon hoplognathi* (Yamaguti, 1938) comb. n. and of Two Other Species from Sea Urchins. Zool. Sci. (Tokyo), 1 (5) : 809-817.

SHIMURA, S., et EGUSA, S., 1979. A new digenetic trematode, *Proctoeces ichiharai* n. sp. (Fellodistomatidae) from topshell, *Batillus cornutus* (Gastropoda). Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 45 (10) : 1249-1253.

SMALE, M.J. et BUCHAN, P.R., 1981. Biology of *Octopus vulgaris* of the east coast of South Africa. Mar. biol. Rep., 65 : 1-12.

STUNKARD, H.W., et UZMANN, J.R., 1959. The life-cycle of the digenetic trematode, *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911, [syn. *P. subtenuis* (Linton, 1907) Hanson, 1950], and description of *Cercaria adranocerca* n. sp.. Biol. Bull., Woods Hole, 116 : 184-193.

TRIPP, M.R., et TURNER, R.M., 1978. Effects of the Trematode *Proctoeces maculatus* on the Mussel *Mytilus edulis* . In Comparative Pathobiology, Vol. 4, Invertebrate Models for Biomedical Research, L. A. Bulla and T. C. Cheng eds., New York and London Plenum Press : 73-84.

UZMANN, J.R., 1953. *Cercaria milfordensis* nov. sp., a microcercous trematode larva from the marine bivalve, *Mytilus edulis* L. with special reference to its effect on the host. J. Parasitol., 39 : 445-451.

WARDLE, W.J., 1980. On the life cycle stages of *Proctoeces maculatus* (Dignea: Fellodistomidae) in mussels and fishes from Galveston Bay, Texas. Bull. Mar. Sci., 30 (3) : 737-743.

WINSTEAD, J.T., et COUCH, J.A., 1981. *Proctoeces* sp. (Trematoda: Digenea) in the American Oyster, *Crassostrea virginica* . Trans. Amer. Micros. Soc., 100 (3) : 296-305.

YAMAGUTI, S., 1934. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 2. Trematodes of fishes. I. Jap. J. Zool., 5 (3) : 249-541.

ZDUN, V.I., et IGNATYEV, S.M., 1980. Black Sea mollusc *Cerithium vulgatum* (Gastropoda, Cerithiidae), a new intermediate host of trematodes. Parazitologiya, 14 (4), 345-348. (en Russe).

HALIOTIS, 19 (1989) : 357-371.

COMPOSITION BIOCHIMIQUE DE LA MOULE (Mytilus galloprovincialis LmK) EN ELEVAGE DANS LE GOLFE DE FOS (MEDITERRANEE NORD-OCCIDENTALE). VARIATIONS SAISONNIERES DES CLASSES DE LIPIDES ET DES ACIDES GRAS.

par

MORCHID A.

Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume. F13007 Marseille

ABSTRACT : BIOCHEMICAL COMPOSITION OF CULTURED MUSSELS (Mytilus galloprovincialis LmK) FROM THE GULF OF FOS (NORTH-WEST MEDITERRANEAN SEA). SEASONAL CHANGES IN LIPID COMPONENTS AND FATTY ACIDS.

The biochemical composition of mussel tissues has been determined during the year 1986 by monthly sampling of suspended rope cultures. The analysis have been done separately on mantle and non-mantle tissues, on standard animals (50 mm long). Qualitative and quantitative changes en reserves are unique to the type of tissue. From October to May, during the reproductive period, in high nutritional conditions, the storage of reserves is placed in the non-mantle tissue. In summer, in all tissues including the mantle, an increase of the main biochemical components, carbohydrates, proteins and lipids is observed. The lipids are mainly caracterized by sterols esters. Among the lipid components phospholipids, triglycerids and sterols have major roles in gamete formation both in males and females.

Analysis of fatty acids shows that C16 and C18 component are well represented throughout the year, the others exhibit large fluctuations. The saturated components are the main fatty acids with lauric acid (C12:0) dominant in summer. During gamete formation, it appears that a pool of fatty acids is common to both sexe (C18:1, C20:4, C20:5n3 and C22:1). Others acids characterizing the females are C16:0, C16:1, C18:0, C18:2n6 and C20:1n9, with the major component in the males being C22:1.

RESUME

A partir de prélèvements mensuels sur des cordes d'élevage, nous avons étudié les variations de la composition biochimique des tissus des moules pendant l'année 1986. Les analyses ont porté sur des individus d'une taille standard de 50 mm, en distinguant le manteau du reste du corps. L'évolution qualitative et quantitative des réserves suit deux schémas différents selon le type de tissus considérés. En période de reproduction intense (octobre à mai), en raison des bonnes conditions trophiques du milieu, on observe une accumulation de réserve hors du manteau alors que ce dernier se vide à chaque émission de gamètes. Au cours de l'été, on observe, aussi bien dans le manteau que dans le reste du corps, une augmentation des principaux constituants biochimiques, glucides, protéines et lipides. Ces derniers sont alors caractérisés par des esters de stérols. Parmi les composants lipidiques, ce sont les phospholipides, les triglycérides et les stérols qui sont le plus liés à la formation des gamètes, aussi bien chez les mâles que chez les femelles.

En ce qui concerne les acides gras, seuls les composés en C16 et C18 sont bien représentés pendant toute l'année, les autres varient de façon importante. Ce sont les acides gras saturés qui forment la majeure partie des acides gras totaux, avec une nette dominance de l'acide laurique (C12:0) pendant l'été. Lors de la formation des gamètes, il semble exister un ensemble d'acides gras communs aux deux sexes (C18:1, C20:4, C20:5n3 et C22:1), un ensemble propre aux femelles (C16:0, C16:1, C18:0, C18:2n6 et C20:1n9) alors que les mâles sont caractérisés par la dominance du C22:1.

Mots clés : Composition biochimique, Lipides, Mytilus galloprovincialis

Key words : Biochemical composition, Lipids, Mytilus galloprovincialis

INTRODUCTION

Depuis les années 1970 de nombreuses études sur la composition biochimique des bivalves ont été menées (voir Gabbott, 1976). L'importance des lipides dans le cycle biologique des bivalves a été mentionnée à plusieurs reprises (Giese, 1966, 1969 ; Ansell, 1972 ; Gabbot, 1975 ; De Moreno et al., 1976 ; Holland, 1978 ; Taylor et Venn, 1979 ; Benninger et Lucas, 1984). Cependant, il existe peu de données concernant une analyse fine des classes de lipides et des acides gras chez les bivalves marins en relation avec la reproduction, la croissance ou encore les facteurs hydrologiques du milieu et notamment la nourriture disponible.

Il nous a paru intéressant de suivre l'évolution de ces constituants biochimiques dans les tissus de la moule Mytilus galloprovincialis (LmK) en élevage intensif dans l'anse de Carteau (Golfe de Fos), en tenant compte des phénomènes liés à la reproduction et des paramètres du milieu susceptibles d'expliquer ces variations.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail a porté sur l'étude d'un animal de taille standard de 50 mm de long. Mensuellement, la détermination du poids sec sans cendres (PSSC), de la composition biochimique globale et des stades de la gamétogénèse ont été déterminés d'après le protocole utilisé par Morchid et Massé (1987) (in presse). Après l'évaluation des quantités de lipides par gravimétrie, les extraits lipidiques des tissus sont dilués dans du chloroforme et conservés à −10°C pour servir à la détermination et aux dosages des classes de lipides et des acides gras. Ces derniers sont d'abord convertis en esters méthyliques, plus volatils, puis sont séparés par chromatographie en phase gazeuse et mesurés par un détecteur à ionisation de flamme, en respectant les recommandations de Galois (1983).

Dans le but de séparer les classes de lipides les plus abondants dans les tissus de la moule, nous avons pratiqué une chromatographie en couche mince utilisant une dizaine de standards purs (SIGMA), suivant le protocole proposé par Galois (1983). Nous avons retenu les classes de lipides suivants : les triglycérides (TG), les stérols libres (ST), les acides gras libres (AGL), les esters de stérols (ES) et enfin la fraction des lipides polaires (PL). Pour l'identification de ces lipides, un standard a été fabriqué à partir de Trioléine, cholesterol, acide oléique, cholesteryl oléate et phosphatidylcholine dans les proportions 4/3/2/1/5 (rapports de poids), respectivement. Des dilutions de cette composition ont été faites de manière à avoir des concentrations allant de 5 à 30 mg/ml, ensuite analy-

sées au Iatroscan pour faire des calibrations (Delmas et al., 1984 ; Fraser et al., 1985). L'appareil utilisé est un Iatroscan TH 10, couplé à un intégrateur de pics et utilisant des chromarods S II. En ce qui concerne le développement des rods, on a choisi une méthode rapide qui nécessite seulement deux systèmes de bain pour obtenir d'assez bons résultats sans analyse transitoire entre les deux bains. Le premier système se compose d'hexane, de benzène et d'acide formique (80/20/0.1, V/V/V),, le deuxième comporte l'hexane, le diethylether et l'acide formique (93/3/0.1, V/V/V).Il faut souligner que cette méthode , si elle a l'avantage d'être rapide, ne permet pas, par contre, de séparer les lipides polaires. Cette dernière fraction est constituée surtout de phospholipides (Giese, 1966). Nous exprimons les résultats de cette étude en valeurs absolues par mg du manteau ou du reste de la chair de l'animal standard, excepté pour les différents acides gras qui sont toujours exprimés en pourcentage par rapport à la totalité des acides gras présents dans l'échantillon analysé.

RESULTATS

1 - POIDS SEC SANS CENDRES DES MOULES

Les variations du poids sec sans cendres (PSSC) d'un individu standard sont clairement associées à la reproduction dans la mesure où elles sont brusques et de grandes amplitudes (Bodoy et Massé, 1979) ; Parache, 1984). Néanmoins, la confirmation du phénomène par des coupes histologiques est nécessaire.

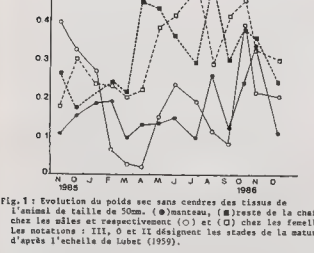


Fig. 1 : Evolution du poids sec sans cendres des tissus de l'animal de taille de 50mm. (●)manteau, (■)reste de la chair chez les mâles et respectivement (○) et (□) chez les femelles. Les notations : III, O et II désignent les stades de la maturité d'après l'echelle de Lubet (1959).

La figure 1 montre, aussi bien chez les indivudus mâles que chez les individus femelles, deux émissions de gamètes assez importantes. La première en automne et la seconde en hiver, alors que la phase de restauration de la gonade après l'émission d'hiver a été suivie d'une lyse des gamètes due certainement aux températures élevées du mois de juin et de juillet. Pendant le repos sexuel (stade 0), les animaux ont subit un maigrissement se traduisant par une chute du PSSC aussi bien du manteau que du reste de la chair. On peut penser que les conditions de milieu ne sont pas optimales pour Mytilus galloprovincialis durant cette période dans l'anse de Carteau. D'une part, les températures sont le plus souvent voisines ou supérieures à 20°C, ce qui, selon Riva et Massé (1984) entraîne une augmentation de la filtration, alors que d'autre part, la quantité de seston disponible est minimale.

2 - COMPOSITION BIOCHIMIQUE

2.1 Composition globale (fig. 2 et 3)

L'évolution quantitative des constituants biochimiques des tissus (protéines, glucides, lipides) est reliée au cycle sexuel de la moule. Après chaque émission de gamètes, on assiste à une baisse des quantités des trois constituants, notamment au niveau du manteau, suivie d'une augmentation pendant la phase de restauration de la gonade (stade III C). Les plus grandes accumulations de matière organique ont eu lieu en été pendant le repos sexuel avec un maximum de glucides en juillet chez les femelles et en août chez les mâles, alors que les valeurs maximales des lipides s'observent juste avant les émissions de gamètes des mois d'automne.

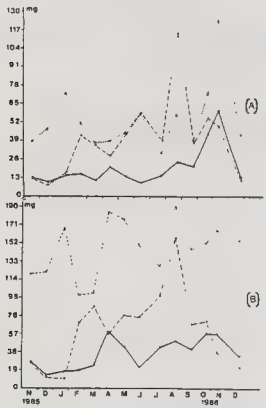


Fig. 2 :Evolution des quantités des glucides(— — —), proteines(·····) et lipides(———) dans le manteau(A) et dans le reste de la chair(B) de l'animal standard (de 50mm) mâle de la moule M. galloprovincialis(Lmk).

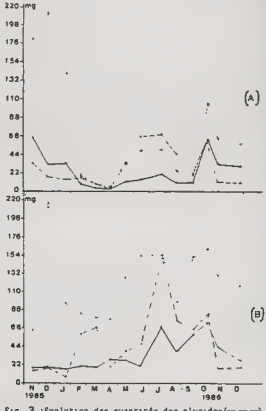


Fig. 3 :Evolution des quantités des glucides(— — —), proteines(·· ··) et lipides(———) dans le manteau(A) et dans le reste de la chair(B) de l'animal standard (de 50mm) femelle de la moule M. galloprovincialis(Lmk).

Il est intéressant de noter que pendant l'été, en période de repos sexuel, la perte de matière non liée à la reproduction affecte les trois constituants mais à des degrés différents (tableau 1).

Ce sont les glucides qui sont les plus utilisés. Ils représentent de 40 à 82% de la totalité de la matière perdue, suivis des protéines (18 à 42%) et enfin des lipides (3 à 18%). On remarque aussi que c'est le reste de la chair qui est le plus touché par cette perte de matière sauf chez les femelles entre août et septembre où seul le manteau perd 2,84 mg de PSSC dont 82% de glucides et 18% de protéines, alors que la quantité de

lipides a légèrement augmenté dans ce tissu en cette période.

Tableau 1 : Contribution en mg des glucides, protéines et lipides à l'énergie perdue pendant l'été par l'animal standard (50 mm). Entre parenthèses, le pourcentage par rapport à la quantité de matière totale perdue.

sexe	période	tissu	glucides	protéines	lipides	total
Mâles	août-sept	manteau	7,65 (78)	1,83 (19)	0,30 (3)	9,78
		reste	8,98 (63)	4,36 (31)	0,86 (6)	14,20
Femelles	juil-août	manteau	2,40 (40)	2,55 (42)	1,09 (18)	6,04
		reste	7,59 (47)	5,66 (35)	2,87 (18)	16,12
//	août-sept	manteau	2,32 (82)	0,52 (18)	*	2,84

* : Il y a eu augmentation des lipides dans le manteau des femelles.

2.2 Classes de lipides

Les figures 4 et 5 qui retracent l'évolution des différentes classes de lipides chez les mâles et les femelles respectivement, montrent qu'il existe une très grande variation de la composition lipidique des tissus de la moule en fonction, d'une part, des saisons et, d'autre part, du sexe.

En ce qui concerne les manteaux, on peut différencier trois périodes. Celle de la reproduction intense d'octobre à mai, celle d'accumulation des réserves d'été (mai-sept.) et enfin la courte période de la reprise de la gamétogénèse en septembre-octobre.

En période de reproduction, les PL, les TG et les ST varient de la même manière et leur quantité baisse à chaque émission de gamètes. Les acides gras libres ne semblent pas participer à la formation des spermatozoïdes. Chez les moules femelles, on note une grande contribution des TG et des PL aux émissions d'automne, et une participation des stérols (libres ou estérifiés) et des AGL aux émissions d'hiver.

Dès le mois d'avril, on assiste à une accumulation spectaculaire des ES aussi bien dans le manteau que dans le reste de la chair des moules. Les teneurs en ce constituant restent élevées tout au long de l'été et forment parfois plus de 30% des lipides totaux. Parallèlement, cette phase d'accumulation des réserves d'été est caractérisée aussi par une augmentation des autres constituants lipidiques des tissus.

Comme nous l'avons vu pour la composition globale, cette période de stockage de la matière organique se termine par une perte du poids de

la moule et une diminution des quantités des différents constituants biochimiques dont les lipides. Ce maigrissement se traduit dans le manteau des individus mâles par une baisse des PL et des AGL, alors que dans le manteau des individus femelles, ce sont les TG et les stérols qui sont mobilisés.

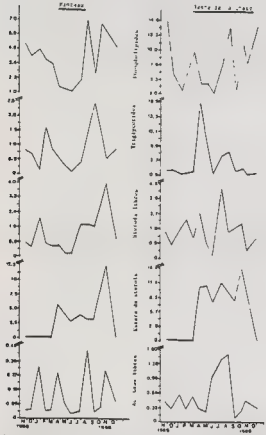


Fig. 4 :Composition en classes de lipides de M. galloprovincialis (Lmk). Données en mg par manteau et par "reste de la chair" de l'animal standard mâle de 50mm de taille.

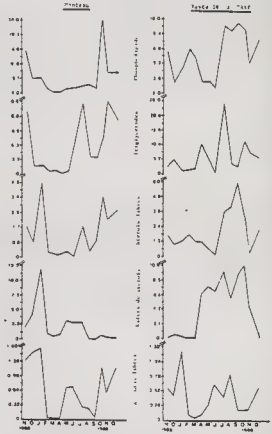


Fig. 5 :Composition en classes de lipides de M. galloprovincialis (Lmk). Données en mg par manteau et par "reste de la chair" de l'animal standard femelle de 50mm de taille.

A l'exception des TG chez les mâles, la reprise de l'activité sexuelle (sept-oct.) s'accompagne d'une augmentation rapide des quantités de tous les constituants lipidiques du manteau.

L'évolution des classes de lipides dans le reste de la chair n'est pas toujours similaire à celle décrite pour le manteau. En avril par exemple, pendant que les quantités des TG sont faibles dans le manteau, on observe un pic de ce constituant dans le reste de la chair aussi bien des mâles que des femelles. On note de même, chez les individus femelles au début de la gamétogénèse, que les accroissements des quantités des PL, des TG et des AGL dans le manteau sont précédés par ceux relevés dans le reste de la chair. Chez les mâles le même phénomène peut s'observer pour les PL et les ST.

2.3 Acides gras

Les variations de la composition en acides gras contenus dans

Tableau 2 : Evolution des différents acides gras contenus dans le manteau (A) et dans le reste de la chair (B) chez les mâles et respectivement (C) et (D) chez les femelles.

MALES

A

nb.C	M	1985 D	J	F	M	A	M	1986 J	J	A	S	O	N	D
12:0	1.13	0 30	21 8.	0 17	0.19	58.19	ND	4.63	47.63	47.22	47.88	61.77	48 07	43.96
14:0	2.28	1.68	2 29	3.52	4.60	1.54	-	2.74	1.76	4.17	1.40	0.27	0.61	1.05
15:0	0.58	0.65	1 38	1.24	1.61	T	-	T	T	T	0.04	T	T	T
16:0	16 29	25.80	28.32	31 48	43 08	11.92	-	27.06	13.66	18.53	8.70	1.40	3.30	4.96
16:1	2 51	2.85	3.26	9 09	3.56	2.80	-	6.83	4.26	6.00	2.59	7.10	1.01	1.40
18 D	4.53	12.94	9.35	7.81	5.11	2.76	-	6.95	2.27	2.56	1.53	1.21	0 80	1.59
18:1	1.79	4.82	5.41	4.10	1.55	1.76	-	3.06	1.79	1.86	1.05	0.80	0.40	0.67
18:2n6	0.39	0.30	0.73	1 10	0.47	0.34	-	1.51	1.43	1.18	0.25	0.17	0.14	0.36
18:3n3	1.58	3.73	1.41	4.21	2.99	0.49	-	2.56	1.78	1.82	0.54	0.34	0.41	0.79
18:4n3	0.35	1.17	0.49	0.07	0.06	T	-	1.20	T	T	T	T	0.05	0.05
20:1n9	3.31	3.96	1.79	4.61	2.37	1.03	-	2.99	1.66	1.27	0.84	0.63	0.61	1.13
20:4	4.44	1.79	T	2.68	1.30	0.92	-	2.32	1.46	1.67	0.39	0.24	0.54	1.18
20:5n3	11.60	13 07	0 70	3.53	0.31	3.83	-	10 61	7.48	3.69	0.32	0.57	0.29	3.38
22 1	4.53	1.66	T	2.22	1.27	4.63	-	4.07	0.53	0.08	29.07	0.89	38.71	23.91
22:4	1.59	0.29	T	0.23	T	T	-	1.46	0.58	0.04	T	0.16	0.68	1.33
22:5n3	0.13	0.13	0.39	T	0.17	0.79	-	0.42	0.28	0.13	T	T	0.03	0.08
22:6n3	0.18	8.76	T	1.11	0.67	1.10	-	8.36	6 90	2.29	0.13	0.18	0.18	2 56

B

nb.C	M	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
12:0	1.02	0.79	20.70	0.44	1.17	52.82	ND	6.51	34 69	17.90	45.26	76 89	32 71	51.19
14:0	4.22	3.43	2.54	3.59	1.94	2.76	-	4.25	5.30	3.09	1.79	0.80	3.74	2 69
15:0	0.87	3.07	0.92	1.15	3.50	T	-	T	T	0.06	0.04	T	T	0 05
16:0	23.35	28.79	31.66	22.97	42.82	10.63	-	26 41	23.10	18.07	10.51	4.19	19 04	11.42
16:1	3.13	4.34	3.49	5.71	2.64	5.19	-	7.89	7.57	6.52	3.54	1.20	6 60	5 58
18:0	7.31	11.55	10.33	8.61	12.96	2.37	-	5 51	3.55	3.76	2.53	0 65	3 26	1.60
18:1	1.84	3.24	3.34	3.47	2.01	1.49	-	2.87	2.33	2.56	1.58	0 23	2 52	1.36
18:2n6	0.66	1.82	0.82	1.09	0 95	0.38	-	1.92	0.97	1.23	0.78	0.07	0 39	0.34
18:3n3	2.19	3.25	1.98	5.02	0.95	0.75	-	3.39	1.85	1.33	1.20	0.14	1 87	1.74
18:4n3	1.02	1.08	0.33	1.22	0.51	T	-	1.52	T	T	T	T	0 19	0.09
20:1n9	2.97	4.02	2.07	4.26	1 98	1.14	-	2.96	1.91	2.80	2.03	0.40	2.54	1 76
20:4	2.18	2.94	T	2.56	T	0.69	-	2.21	1.33	2.30	1.58	0.21	1 53	1 10
20:5n3	0.32	3.99	0.74	0.24	1.08	1.84	-	5.32	1.60	7.57	2.73	0.31	0 15	0 89
22:1	0.39	3.44	T	1.80	1 05	1.18	-	8.63	0.89	2.18	1.39	0.67	9 56	10.44
22:4	0.49	0.39	T	0.19	T	1.27	-	1.74	1.02	1.63	1.78	T	1 63	1.11
22:5n3	0.31	0.23	0 41	0.20	T	0.05	-	T	T	0.17	0.12	T	0 04	0 04
22:6n3	3.21	2.10	T	0.09	0 55	0.65	-	4.02	0.96	0.11	2.17	0.15	0 08	0 33

FEMELLES

C

nb.C	M	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	D	M	D
12 0	0 45	0.22	0.37	0.23	0 36	55.36	MD	4.46	44.31	48.78	77.80	76.28	8 45	56.97
14:0	7.22	5.92	7.81	6.82	6.41	2.59	-	2.90	4.37	4.68	2.00	2.11	2.93	2.56
15:0	1.15	0.90	2.33	1.99	1.49	0.05	-	T	T	T	T	T	T	0.11
16 0	34 42	31.37	42 86	39 34	35.48	13.57	-	21.91	24.30	20.82	9.23	10 51	18 99	9.36
16:1	13 43	15.21	11.52	17.07	10.45	3.96	-	7.31	7.61	6.71	2.84	2.99	7.02	3.03
18 0	5.25	5.59	5.73	6.44	6.95	3.14	-	4.28	3.03	2.45	0.94	1.20	4.31	2.37
18:1	4.67	5.19	5.22	5.96	3.63	1.86	-	3.06	2.19	1.75	0.76	0.91	3.15	1.25
18:2n6	0.96	1.78	0.19	1.06	2.04	0.27	-	1.79	0.76	1.00	0.18	0.11	1.04	0 40
18:3n3	3.03	5.09	0.52	5.18	2.04	0.74	-	2.77	1.64	1.58	0.42	0.52	2.88	1.30
18:4n3	0.51	2.18	0.35	0.56	0.41	T	-	2.07	T	T	T	T	0.22	0.15
20:1n9	4.09	4.22	1.33	4.18	0.22	1.04	-	2.85	1.67	1.09	0.40	0.60	4.63	1.95
20:4	0.30	2.61	0.92	2.31	2.06	0.75	-	2.51	0.77	0.47	T	0.19	4.36	1.93
20:5n3	2.35	2.94	1.72	0.36	1.40	1.25	-	11.76	0.95	1.80	0.19	0.23	3.21	1.95
22:1	2 47	2.42	0.05	2.20	1.94	7.44	-	4.92	0.49	1.55	1.71	0.14	9.09	1.34
22:4	T	0.17	0.02	T	T	T	-	2.05	0.55	0.25	0.13	0.13	3.43	0.19
22:5n3	0.10	0.16	1.50	T	0.21	0.90	-	1.00	T	T	T	T	T	T
22:6n3	0.16	1.22	0.72	1	0.21	6.29	-	9.25	0.29	1.02	T	T	1.75	0.98

D

nb.C	M	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	D	M	D
12:0	0.73	0.37	2.62	0.60	0.21	56.07	MD	0 84	35.71	45.13	55.26	61.11	31.63	67.95
14:0	7.56	5.84	6.32	7.13	7.32	1.75	-	2.31	5.57	2.29	1.78	2.20	3.44	1 30
15:0	1.40	1.24	1.83	2.70	2.06	T	-	T	T	T	0.05	T	T	0.15
16:0	30.61	42.89	45.15	42.77	40.72	5.45	-	20.15	23.90	0.45	10.77	10 39	21.35	8 99
16:1	6.82	9.42	6.09	3.89	4.65	2.15	-	6.09	8 37	2.82	3.34	3.50	9 53	0.88
18:0	7.75	9.62	7.44	10.58	8.67	1.21	-	5.63	3.04	0.85	2.10	1.67	3.57	3.35
18:1	2.57	3.75	2.45	2.74	1.90	0.64	-	3.28	2.28	0.61	1.35	1.21	2.51	1.33
18:2n6	0.70	1.12	0.42	0.29	0.61	0.12	-	2.29	0.87	0.10	0.47	0.44	0.90	0.17
18:3n3	2.89	3.03	1.59	1.10	4.34	0.27	-	3.98	1.65	0.37	0 81	0.71	3.71	0.32
18:4n3	0.65	T	0.28	0.50	0.33	T	-	2.02	T	0.15	T	T	0.33	0 06
20:1n9	2.96	3.87	1.93	0.33	2.09	0.47	-	4.22	1.97	0.43	1.54	0.99	3.13	1 62
20:4	0.26	3.46	1.68	1	T	0.28	-	4.10	0.19	0.11	1.01	0.39	2.23	0 98
20:5n3	1.72	1.99	0.05	1.28	T	0.78	-	8.73	1.13	0.86	0.58	0.31	1 33	2 04
22:1	0.73	T	T	T	T	14.35	-	1.63	T	35.44	0.93	0.15	0.95	0 28
22:4	1.85	T	T	T	T	0.58	-	0.18	0.77	T	0.95	0.35	1.55	0 99
22:5n3	0.21	T	0.81	T	T	T	-	8 80	T	T	T	T	0.20	0 14
22:6n3	0.21	2.00	0.21	T	0.32	0.24	-	3.42	2.08	0.38	0.21	0.08	0.72	1.16

nb.C : nombre de carbones ; ND : non déterminé ; T : traces

les tissus de la moule apparaissent dans le tableau 2 (A,B,C,D).

Les tissus des individus mâles et femelles présentent en général des compositions similaires. Les acides gras de la série linolénique C20:5n3 et C22:6n3, prépondérants chez les espèces marines, ne le sont qu'occasionnellement chez la moule de l'anse de Carteau. Les pourcentages les plus élevés de ces acides gras se rencontrent en novembre-décembre et en juin-juillet. Les acides gras en C16 et C18 sont, par contre, bien représentés toute l'année.

L'évolution de chaque acide gras au cours de l'année et la comparaison entre la composition du manteau et celle du reste de la chair, permettent d'identifier les acides gras susceptibles d'intervenir dans les processus de reproduction. Pendant que les acides C18:1, C20:4, C20:5n3 et C22:1 semblent intervenir dans la formation des gamètes chez les deux sexes, les C16:0, C16:1, C18:0, C18:2n6 et C20:1n9 semblent participer plutôt à la formation des ovocytes. Le C22:1 paraît être l'acide gras le plus important pour la formation des spermatozoïdes.

A partir du mois d'avril, le pourcentage du C12:0 augmente dans les tissus de la moule et reste très élevé jusqu'à la fin de cette étude. Les individus mâles semblent en accumuler plus que les femelles, avec un maximum de 81% en octobre contre 77% en septembre, respectivement.

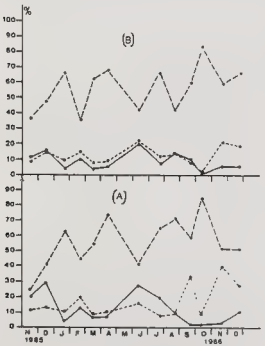


Fig. 6 :Variations des principaux types d'acides gras constitutifs des lipides du manteau(A) et du reste de la chair(B) de l'animal standard(de 50mm) mâle.(——) ac. gras saturés, (----)mono et (———)polyinsaturés, donnés en pourcentage de la totalité des acides gras.

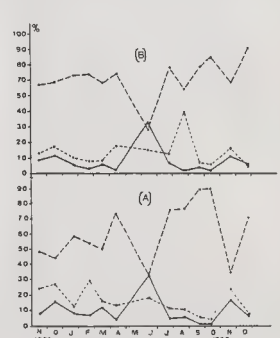


Fig. 7 :Variations des principaux types d'acides gras constitutifs des lipides totaux du manteau(A) et du reste de la chair(B) de l'animal standard(de 50mm) femelle.(——) ac. gras saturés, (----)mono et (———)polyinsaturés, donnés en pourcentage de la totalité des acides gras.

Nous avons représenté dans les figures 6 et 7 l'évolution de la somme des acides gras saturés, mono-insaturés et poly-insaturés dans

les tissus. On note une prépondérance des acides gras pendant toute l'année et non seulement pendant la période d'avril à décembre. L'accumulation du C12:0 pendant cette période ne semble donc pas beaucoup affecter la proportion de saturation des acides gras ; les valeurs des mois de novembre et décembre de l'année 1985 restent comparables à celles de novembre et décembre 1986. Les acides gras insaturés montrent de grandes variations dans les manteaux des moules au moment de la reproduction. Ces composés augmentent dans les tissus à la fin du printemps, et on observe au mois de juin, un pic très important des acides gras polyinsaturés. Les pourcentages de ces derniers accusent ensuite une baisse qui se poursuit jusqu'au début de la gamétogénèse pour augmenter de nouveau.

DISCUSSION

La composition biochimique globale des tissus des bivalves suit un cycle annuel (Gabbott, 1976). Les glucides totaux, et en particulier le glycogène, jouent un rôle important dans le métabolisme énergétique des mollusques marins. Ce constituant a longtemps été considéré comme l'énergie de réserve principale chez les bivalves adultes (Giese, 1966, 1969 Gabbott, 1975, 1976). Son accumulation se fait pendant l'été et semble être reliée aux périodes de maximum d'abondance de nourriture (Ansell et Trevaillon 1967 ; Ansell, 1972).

Chez Mytilus galloprovincialis de l'anse de Carteau, ce cycle est respecté mais notre étude ayant porté séparément sur le manteau et le reste de la chair, montre qu'il existe une différence entre ces deux tissus. Pendant le stade de repos sexuel, l'accumulation des réserves se fait indifféremment dans ces deux tissus, alors que pendant la période de reproduction, quand la nourriture est abondante (avril à juin), seul le reste de la chair semble accumuler des réserves de manière importante. Ces résultats concordent avec ceux de Bayne et al. (1975) sur M. edulis. Ces auteurs n'ont pas détecté de synthèse de glycogène dans le manteau pendant les derniers stades de la gamétogénèse même quand les conditions nutritionnelles étaient favorables. Gabbott, (1976) signale d'ailleurs qu'il est d'une grande évidence que la synthèse de glycogène ne doit pas prendre place dans le manteau avant que le développement de la gonade ne soit complet.

Les protéines totales forment la majeure partie des constituants des tissus de la moule, notamment dans le reste de la chair. Elles interviennent dans la formation des gamètes (Holland, 1978 ; Ansell et al., 1980) et servent aussi comme énergie de réserve en particulier pendant la gamétogénèse (Mann et Glomb, 1978 ; Barber et Blake, 1981).

Les quantités de lipides varient peu par rapport aux autres constituants pendant la période estivale. On observe également une légère diminution qui semble confirmer que les conditions ne sont pas optimales pour les moules durant cette période, dans l'anse de Carteau. Selon le sexe et le

tissu considéré, les lipides ne forment que 3 à 18% de la totalité de la matière perdue, alors que les glucides fournissent la grande part de cette énergie avec un pourcentage qui varie entre 40 et 82%, suivis des protéines qui participent de 18 à 42%.

D'une manière générale, ce sont les glucides et les protéines qui sont le plus utilisés. Dans leurs expériences sur l'effet du jeûne et de la température sur le métabolisme de M. edulis, Bayne et Thompson (1970) ont constaté une perte plus rapide des glucides suivie de celle des protéines. Mais il ne faut pas perdre de vue que chez les bivalves marins, la formation des gamètes nécessite des quantités importantes de lipides et de glucides. L'utilisation de l'un ou l'autre des constituants biochimiques comme "énergie de maintien" (Beninger et Lucas, 1984) dépendra donc de la période et de la nature du "stress" subi par l'animal. Gebbott et Bayne (1973) notent d'ailleurs un changement saisonnier très marqué dans l'utilisation des réserves ; les glucides comme énergie principale pendant l'été et les protéines comme énergie principale en hiver. Dans notre étude, la part de lipides perdue pendant l'été est relativement importante. Connaissant le rôle joué par ce constituant dans la formation des ovocytes, il est curieux de voir que les femelles en perdent plus que les mâles. Les lipides semblent donc, en dehors des périodes d'activité sexuelle, se comporter comme une réserve énergétique, surtout pendant les périodes d'insuffisance alimentaire. Ce second rôle joué par ce composant a déjà été constaté chez différents bivalves par plusieurs auteurs (Ansell, 1972) Beukema et DeBruin, 1977 ; Bodoy, 1980).

L'étude détaillée des classes de lipides et des acides gras chez les espèces marines permet de mieux comprendre, d'une part comment se fait la répartition des lipides dans les différents tissus et, d'autre part, de connaître les types de composants lipidiques qui interviennent dans les différents processus métaboliques.

Les PL et les stérols (libres ou estérifiés) jouent un rôle indispensable dans la structure des membranes biologiques (Giese, 1966 ; Kluytmans et al., 1985) et pour cela nous les trouvons en grandes quantités dans les tissus de la moule au moment de la maturité sexuelle. A côté de ces deux composés, les TG semblent être un constituant important dans la formation des gamètes, notamment chez les femelles qui en contiennent en moyenne plus que les mâles. Ces résultats ne diffèrent pas de ceux trouvés chez M. edulis par LeFeron DeLongcamp (1969), excepté pour les stérols. Cet auteur note une évolution similaire des PL et des TG dans les tissus des individus mâles et femelles ; les quantités de ces composés baissent à chaque émission de gamètes, se rétablissent pendant la phase de restauration de la gonade et les valeurs les plus faibles se rencontrent à la fin du cycle sexuel (stade III D). L'examen de nos coupes histologiques pratiquées sur le manteau de l'animal standard de 50 mm, nous a révélé qu'au mois

de juin, les animaux présentaient de grands phénomènes de lyse ovocytaire alors qu'ils étaient au stade III C le mois précédent, ce qui explique pourquoi les quantités des TG et des PL n'étaient pas à leur minimum dans le manteau des moules femelles à la fin du cycle.

En dehors des composants lipidiques qui paraissent varier en fonction des processus de la reproduction, les ES semblent évoluer en fonction d'autres facteurs. L'accumulation de ce constituant, au mois d'avril, dans tous les tissus analysés, excepté dans le manteau des individus femelles, marque une fois de plus la différence qui peut exister entre les deux sexes. Les quantités des ES restent élevées pendant l'été et ne baissent qu'au moment de la reprise de la gamétogénèse. Des quantités aussi importantes de ce constituant ont été trouvées chez d'autres mollusques comme Chlamys tehuelcha (Pollero et al., 1979) et Crepidula fornicata (Le Feron DeLongcamp, 1969).

L'origine exacte des ES est inconnue. Néanmoins, le fait que l'accumulation de ce composé dans les tissus ait eu lieu au moment où la nourriture commençait à être abondante dans l'anse de Carteau nous laisse suggérer que son origine est diététique.

Il est intéressant de noter que l'augmentation des ES dans les tissus s'est produite simultanément avec celle de l'acide laurique (C12:0) dont les pourcentages élevés ont modifié la composition totale en acides gras. Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de résultats similaires, mais il faut signaler que dans la plupart des publications sur la composition en acides gras chez les mollusques, les analyses concernent les acides gras de plus de 12 carbones et parfois de plus de 14 carbones.

Pour tenter d'expliquer l'origine de ces pourcentages très élevés de l'acide laurique, plusieurs hypothèses sont à considérer. La première serait celle d'une modification de la composition en acides gras par les animaux en réponse aux modifications des paramètres du milieu. La température a, semble-t-il, une grande influence sur de telles modifications. Plusieurs auteurs ont noté une relation inverse entre la température et la proportion d'acides gras insaturés chez différentes espèces marines (Lewis, 1962 ; Morris, 1971 ; Martin et Ceccaldi, 1977 ; Farkas, 1979). Or, pendant le mois d'avril, la température était encore basse dans l'anse de Carteau et l'hypothèse d'une dégradation des chaînes longues ne semble pas confirmée. D'autre part, l'augmentation du pourcentage de l'acide laurique dans les tissus coïncide avec la période d'accumulation des réserves chez la moule au moment de l'augmentation de la matière organique en suspension dans le milieu. L'hypothèse d'une origine diététique dans l'apport de ce composé ne peut être rejetée d'autant plus que des analyses d'acides gras de l'eau de mer de Carteau entre septembre et décembre 1985 ont montré une dominance du C12:0 formant de 6 à 32% de la totalité des acides gras présents.

L'importance de la qualité de la nourriture sur la composition

en acides gras des tissus des bivalves a déjà été mentionnée pour M. edulis (Kluytmans et al., 1985) et M. platensis (DeMoreno et al., 1980). Les acides gras de chaînes longues proviennent des algues, le C20:5n3 et C22:6n3 se trouvent en grandes quantités dans les diatomées et les dinoflagellés respectivement, alors que les acides gras saturés et monoinsaturés de moins de 18 carbones proviennent des détritus (Ackman et al., 1968 ; Chuecas et Riley, 1969).

Etant donné que les quantités de chlorophylle a étaient basses pendant les mois de mars et avril, il semble que l'origine du C12:0 est plutôt détritique. Il paraît donc que les détritus jouent un rôle important dans la nourriture des moules et l'eutrophisation des eaux de l'anse de Carteau.

On ne sait encore pas à quel point l'animal modifie les lipides ingérés par les mécanismes d'élongation, de désaturation et de transestérification (Kluytmans et al., 1985). Toutefois, l'influence des mécanismes de la reproduction sur cette modification semble se confirmer de plus en plus chez les mollusques marins. Elle se traduit par une augmentation des acides gras polyinsaturés (Cook et Gabbott, 1972 ; DeMoreno et al., 1976), notamment les acides gras à 20 et 22 carbones (DeMoreno et al., 1980) et plus particulièrement ceux de la série linolénique (n3) (Pollero et al., 1979 Lubet et al., 1986).

Nos résultats montrent en effet une augmentation des acides gras polyinsaturés chez les deux sexes en période de reproduction et un maximum de ces acides pendant le mois de juin correspondant probablement à la période du bloom phytoplanctonique.

Par ailleurs, nous avons constaté une différence entre les acides gras qui interviennent dans la formation des gamètes mâles et ceux des gamètes femelles. Une telle différence entre la composition lipidique des mâles et celle des femelles a été remarquée par Lubet et al. (1986) sur M. galloprovincialis, et d'après ces auteurs, elle est le résultat d'une spécificité de la maturation des ovocytes et des spermatozoïdes.

BIBLIOGRAPHIE

ACKMAN, R.G., TOCHER, C.S., et McLACHLAN, J., 1968. Marine phytoplankter fatty acids. J. Fish. Res. Board Can., 25(8) : 1603-1620.

ANSELL, A.D., 1972. Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve Donax vittatus (Da Costa) from Kames Bay, Millport. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 10 : 137-150.

ANSELL, A.D., et TREVALLION, A., 1967. Studies on Tellina tenuis (Da Costa). I. Seasonal growth and biochemical cycle. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1 : 220-235.

ANSELL, A.D., FRANKIEL, L., et MOUEZA, M., 1980. Seasonal changes in tissues weight and biochemical composition for the bivalve Donax trunculus L., on the Algerian coast. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 45 : 105-116.

BARBER, B.J., et BLAKE, N.J., 1981. Energy storage and utilization in relation to gametogenesis in Argopecten irradians concentricus (Say). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 52 : 121-134.

BAYNE, B.L., et THOMPSON, R.J., 1970. Some physiological consequences of keeping Mytilus edulis in the laboratory. Helgoländer Wissenschaft. Meeresuntersuchungen, 20 : 526-552.

BAYNE, B.L., et GABBOTT, P.A., et WIDDOWS, J., 1975. Some effects of stress in the adult on eggs and larvae of Mytilus edulis L. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 55 : 675-689.

BENINGER, P.G., et LUCAS, A., 1984. Seasonal variations in condition, reproductive activity, and gross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habit : Tapes decussatus L. (Jeffreys) and Tapes philippinarum (Adams et Reeve). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 79 : 19-37.

BEUKEMA, J.J., et DE BRUIN, W., 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of soft parts of the tellinid Macoma balthica in the Dutch Wadden Sea. Netherl. J. Sea ReS., 11 (1) : 42-55.

BODOY, A., 1980. Croissance et variation de la composition biochimique du bivalve Spisula subtruncata (Da Costa) dans le golfe de Marseille. Téthys, 9 (4) : 345-354.

BODOY, A., et MASSE, H., 1979. Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un mollusque bivalve au cours du cycle saisonnier. Publ. Sci. Tech. : CNEXO : Actes de Colloque, 7 : 753-766.

CHUECAS, L., et RILEY, J.P., 1969. Component fatty acids of the total lipids of some marine phytoplankton. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 49 : 97-116.

COOK, P.A., et GABBOTT, P.A., 1972. Seasonal changes in the biochemical composition of the adult barnacle, Balanus balanoides, and the possible relationships between biochemical composition and cold-tolerance. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 52 : 805-825.

DELMAS, R.P., et PARRISH, C.C., et ACKMAN, R.G., 1984. Determination of lipid class concentrations in seawater by Thin-Layer Chromatography with Flame Ionisation Detection. Anal. Chem., 56 : 1272-1277.

DE MORENO, J.E., MORENO, V.J., et BRENNER, R., 1976. Lipid metabolism of the yellow clam, Mesodesma mactroïdes. I. Composition of lipids. Lipids, 11 : 334-340.

DE MORENO, J.E.A., POLLERO, R.J., MORENO, V.J., et BRENNER, R.R., 1980. Lipids and fatty acids of the mussel (Mytilus plantensis d'Orbigny) from south atlantic waters. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 48 : 263-276.

FARKAS, T., 1979. Adaptation of fatty acids composition to temperature. A study on planktonic crustaceans. Comp. Biochem. Physiol., 64 (B) 71-76.

FRASER, A.J., TOCHER, D.R., et SARGENT, J.R., 1985. Thin layer chromatography Flame ionization detection and the quantitation of marine neutral lipids and phospholipids. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 88 : 91-99.

GABBOTT, P.A., 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs : a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. in 9th Europ. Mar. Biol. Symp., H. Barnes ed., Aberdeen University press : 191-211.

GABBOTT, P.A., 1976. Energy metabolism, In Marine mussels. Their ecology and physiology., B.L. BAYNE ed., Cambridge Univ. Press : 293-355.

GABBOTT, P.A., et BAYNE, B.L., 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on Mytilus edulis L. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 53 : 269-286.

GALOIS, R., 1983. Aspects du métabolisme lipidique chez quelques crustacés décapodes Natantia, en particulier au cours de la vitellogénèse et l'embryogénèse. Thèse d'Etat Sciences, Univ. Aix-Marseille, France, 273 p.

GIESE, A.C., 1966. Lipids in the economy of marine invertebrates. Physiol. Rev., 46 : 244-298.

GIESE, A.C., 1969. A new approach to the biochemical composition of the molluscan body. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 7 : 175-229.

HOLLAND, D.L., 1978. Lipid reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates.in Biochemical and Biophysical perspectives in Marine Biology. D.C. MALINS and J.R. SARGENT ed., Academic Press, London : 85-123.

KLUYTMANS, J.H., BOOT, J.H., OUDEJANS, R.C.H.M., and ZANDEE, D.I., 1985. Fatty acid synthesis in relation to gametogenesis in the mussel Mytilus edulis L. Comp. Bioch. Physiol., 81 (B) : 959-963.

LE FERON DE LONGCAMP, D., 1969. Etudes des techniques de séparation des lipides. Recherches des constituants lipidiques chez les mollusques Mytilus edulis et Crepidula fornicata et dans certaines conditions expérimentales chez Mytilus edulis. D.E.S., Fac. Sci. Univ. Caen 1-70.

LEWIS, R.W., 1962. Temperature and pressure effects on the fatty acids of some marine ecthoterms. Comp. Bioch. Physiol., 6 : 75-89.

LUBET, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et Pectinidés (Moll. Bival.). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 23 (4) : 389-548.

LUBET, P., BRICHON, G., BESNARD, J.Y., et ZWINGELSTEIN, G., 1986. Sexual différences in the composition and metabolism of lipids in the mantle of the mussel Mytilus galloprovincialis LmK (Moll. Bivalvia). Comp.

Bioch. Physiol., 84 (B) 3 : 279-285.

MANN, R., et GLOMB, S.J., 1978. The effect of temperature on growth and ammonia excretion of the Manila clam Tapes japonica. Estuarine and Coastal Marine Science, 6 : 335-339.

MARTIN, B., et CECCALDI, H.J., 1977. Influence de la température sur la composition en acides gras du muscle abdominal de Palaemon serratus. Biochem. System. Ecol., 5 : 151-154.

MORCHID, A., et MASSE, H., 1987. Valeur énergétique des tissus de la moule Mytilus galloprovincialis (LmK) en période de reproduction dans une baie eutrophe des côtes méditerranéennes française. Haliotis, 16 : 159-171.

MORRIS, R.J., 1971. Seasonal and environmental effects on the lipid composition of Neomysis integer. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 51 : 21-31.

PARACHE, A., 1984. Variation de l'effort de reproduction en fonction de l'âge des individus dans une moulière naturelle de Mytilus galloprovincialis (LmK) en Méditerranée Nord-Occidentale. Haliotis, 14 : 25-31.

POLLERO, R.J., RE, M.E., et BRENNER, R.R., 1979. Seasonal changes of lipids of the mollusk Chlamys tehuella. Comp. Bioch. Physiol., 64 (A) : 257-263.

RIVA, A., et MASSE, H., 1985. Etude écophysiologique de quelques mollusques bivalves. IFREMER, Actes de Colloque, 1 : 45-62.

TAYLOR, A.C., et VENN, T.J., 1979. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the tissues of the queen scallop Chlamys opercularis, from the Clyde Sea area. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 59 : 605-621.

HALIOTIS, 19 (1989) : 373-380.

CRITERES DE COMPETENCE DES LARVES A LA METAMORPHOSE CHEZ *PECTEN MAXIMUS*

par

André GERARD*, Michel SALAUN**, Slim TRITAR**

*Ecloserie-nurserie du Tinduff, CLPM - 29213 PLOUGASTEL DAOULAS.
**Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences - 29287 BREST CEDEX.

ABSTRACT : CRITERIA OF LARVAL COMPETENCE TO METAMORPHOSIS IN *PECTEN MAXIMUS*.

The present study includes a critical analysis of the criteria of larval competence to metamorphosis generally used and it defines new criterio observed on *Pecten maximus*. The new criteria proposed result from routine observation made at the hatchery-nursery of Tinduff, provides a practical approach to the measurement of larval competence is based. The first is based on a simple macroscopic observation : the grouping of swimming larvae in structured formations that resemble stalactites as a result of the begining of byssus production. The second based on microscopic observation : the formation of a "double bar" on the edge of the prodissoconch that is shown by election microscopy to be a periphical guettering from which the dissoconch will develop.

RESUME :

La présente étude comporte une analyse critique des critères de la compétence larvaire à la métamorphose généralement utilisée et en définit de noveaux chez *Pecten maximus*. Les nouveaux critères proposés résultent d'observations de routine réalisées à l'écloserie-nurserie du Tinduff ; ils présentent de ce fait un caractère pratique. L'un relève de la simple observation macroscopique : le regroupement des larves nageuses en formations structurées rappelant des "stalactites" qui provenait d'un début de production de byssus. L'autre est observé au microscope optique : la formation sur le bord de la prodissoconque d'une "double barre" qui s'avère être, en microscopie électronique à balayage, une gouttière périphérique où prendra naissance la dissoconque.

Mots clés : Bivalves - *Pecten maximus* - Pédivéligère - Prodissoconque - Dissoconque - Fixation - Larve compétente - Métamorphose.

Key words : Bivalves - *Pecten maximus* - Pediveliger - Prodissoconch - Dissoconch - Settling - Competent larvar - Metamorphosis.

INTRODUCTION

La métamorphose des bivalves est un phénomène complexe qui regroupe une multitude de transformations anatomiques plus ou moins simultanées et qui se déroulent à des rythmes différents. Le terme de compétence à la métamorphose, pour des larves d'invertébrés marins, a été utilisé pour la première fois par Chia et Rice (1978). Cette notion reste toutefois imprécise dans la littérature consacrée aux bivalves. Pourtant, outre son intérêt scientifique, elle présente un caractère pratique indéniable pour les espèces élevées en écloserie.

C'est le cas notamment pour *Pecten maximus* produite par la nurserie du Tinduff (Comité Local des Pêches Maritimes de Brest), qui réalise, en collaboration avec IFREMER, un programme de repeuplement de la rade de Brest (Dao et al., 1985). La méthode de production de postlarves mise en évidence dans la nurserie du Tinduff est basée sur le transfert précoce de larves pédivéligères en eau de mer renouvelée. Une des principales contraintes de cette technique d'élevage est liée à la température de l'eau de mer qui doit être main-

tenue toute l'année, malgré son renouvellement, au-dessus de 10°C pour assurer la métamorphose et la croissance correcte des postlarves jusqu'à 1 mm (Gérard, 1985).

A des basses températures, le déroulement de la métamorphose est considérablement ralenti et des blocages du développement larvaire sont enregistrés quand les larves (élevées à 16-18°C en écloserie) sont transférées trop tôt dans les structures de fixation. Il ne faut pas oublier que dans le milieu naturel, la reproduction se déroule pendant la période estivale quand la température est supérieure à 16°C et qu'en deçà des perturbations sont constatées (Boucher, 1985).

Ces blocages du développement larvaire, qui entraîne de faibles rendements à la métamorphose, sont à l'origine de la recherche d'un critère de compétence simple, fiable et rapidement quantifiable qui permet de décider à bon escient du transfert des larves dans les structures de fixation.

Dans la présente étude, on montrera dans une première partie les difficultés d'utilisation des critères classiques de la compétence larvaire. Dans une seconde partie, l'intérêt de nouveaux critères établis sur les élevages de *Pecten maximus* sera développé.

I - ETUDE DES CRITERES CLASSIQUES DE COMPETENCE A LA METAMORPHOSE

Comme dans de nombreuses écloseries-nurseries, le premier critère utilisé dans la nurserie du Tinduff fut celui de la taille. Les larves étaient transférées dans les structures de fixation quand elles étaient retenues sur un tamis de 150 µm de vide de maille. Avec cette méthode empirique, une période de 8 à 10 jours était nécessaire pour obtenir une fixation correcte. Le degré de développement des larves n'étant pas connu au moment du transfert, de très faibles fixations étaient parfois enregistrées en période hivernale. La taille moyenne à la métamorphose n'est pas constante au sein d'une même espèce ; une étude récente montre qu'elle varie en fonction des conditions écophysiologiques et notamment de la forme des bacs d'élevage larvaire (Cochard et Gérard, 1987).

Le contrôle, au microscope optique, des critères morphologiques classiques montre que chez *Pecten maximus* l'oeil et les ébauches du pied et des branchies apparaissent presque simultanément. Ce stade de développement précède de quatre à huit jours la fixation, ce qui est un laps de temps trop long pour que ces critères puissent être déterminants. Déceler leur présence indique seulement que l'évolution des larves se fait correctement et que la métamorphose est proche.

En retardant les transferts de un à trois jours, les larves pédivéligères atteignent leur stade ultime de développement avant la fixation. Le pied est devenu actif, la larve rampe sur le fond en alternance avec des phases nageuses. Les bourgeons branchiaux sont alors bien développés. Le transfert des larves à ce stade donne de meilleurs résultats, mais une difficulté subsiste : la notion de "pied actif" n'est pas quantifiable dans un échantillon car elle dépend directement de la chance d'observer cet organe en action chez les larves qui le possèdent.

II - MISE EN EVIDENCE DE DEUX NOUVEAUX CRITERES DE COMPETENCE

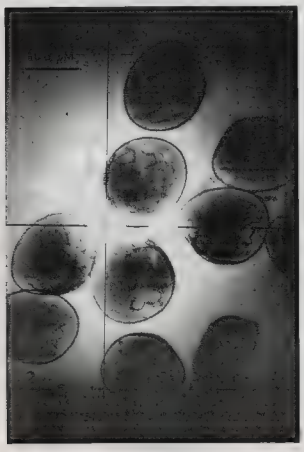
Le premier critère résulte d'une observation macroscopique. A l'approche de la fixation, pendant le stade pédivéligère, le début de la production de byssus se traduit par des regroupements de larves nageuses en formations structurées qui rappellent des "stalac-

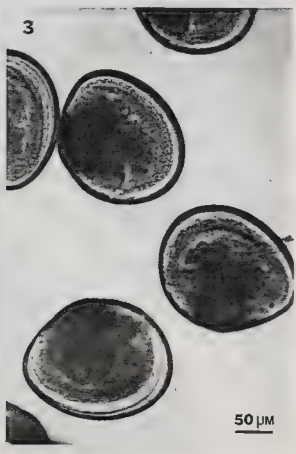
1

Figure 1 - Larves nageuses en formation structurée rappelant des "stalactites".

Figure 2 - Observations au microscope optique.

1. Larves pédivéligères sans "double barre".
2. Larves pédivéligères avec "double barre".





tites" (fig. 1). Ce critère n'est pas quantifiable, mais il montre l'imminence de la fixation. Il est visible en écloserie, surtout après le renouvellement de l'eau des bacs d'élevage, il est d'autant plus intense que les lots de larves sont homogènes. Des "stalactites" partant de la surface des bacs jusqu'au fond (plus de 1 mètre) ont déjà été observés. Il va de soi que ce phénomène ne peut être visible que dans les bacs dont l'eau n'est pas agitée par insufflation d'air ou dans les éprouvettes au moment des changements d'eau.

Le deuxième critère de compétence a été identifié au cours d'observations répétées au microscope optique, de larves pédivéligères dont le transfert en nurserie avait été retardé. La présence sur la périphérie de la prodissoconque d'une "double barre" circonscrivant en partie la coquille, a été décelée chez certaines larves (fig. 2.1, 2.2). Les observations de routine ont montré que la fixation est d'autant plus rapide que le taux de larves avec "double barre" est élevé. Désormais, les larves pédivéligères ne sont placées dans les structures de fixation que lorsque 30 à 50 % d'entre elles possèdent ce critère, certaines larves se fixant dans les heures qui suivent.

Ce critère "double barre" est le stade larvaire ultime avant la fixation. Certaines larves se fixant sans même l'acquérir, on les retrouve alors en très forte majorité dans le contingent de pédivéligères qui se décrochent quelques jours après la fixation. Ces résultats sont confirmés par une étude récente sur la fixation de *Pecten maximus*, réalisée dans la nurserie du Tinduff (Tritar et Lucas, sous presse).

Une étude plus approfondie de la "double barre" en microscopie électronique à balayage a été jugée nécessaire afin de voir à quoi correspond cette formation.

III - ETUDE DU CRITERE "DOUBLE BARRE" AU MICROSCOPE ELECTRONIQUE A BALAYAGE

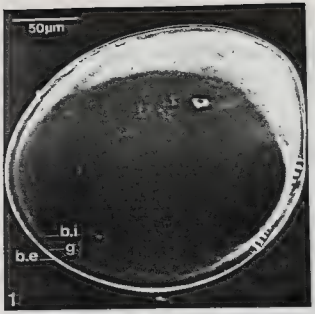
En vue de leur observation au microscope électronique à balayage, les larves sont préparées selon la technique développée par Salaün et al. (sous presse).

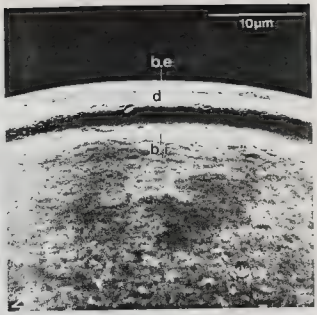
La "double barre" existe sur les deux valves de la prodissoconque. Elle se présente sous la forme d'une gouttière périphérique plus marquée sur le bord ventral de la coquille. Nous distinguerons un bord interne et un bord externe (fig. 3.1, 3.2).

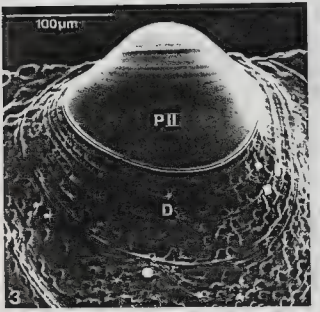
La dissoconque qui se développe après la métamorphose prend naissance dans cette gouttière près du bord externe mais n'établit aucun contact avec celui-ci. Au cours de son développement, la dissoconque va s'épaissir et masquer progressivement la gouttière (fig. 3.3

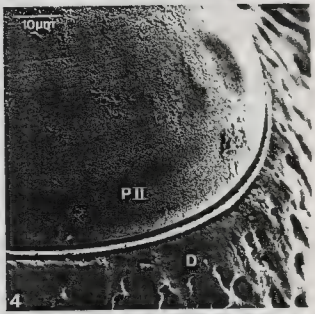
Figure 3 - Métamorphose de la coquille larvaire (observations au microscope électronique à balayage).

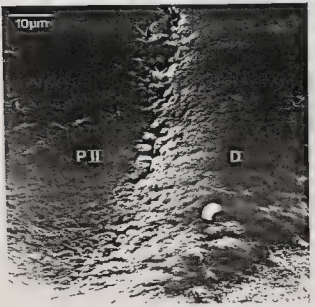
1. Larve pédivéligère avec "double barre".
2. Détail du bord interne de la prodissoconque au stade pédivéligère.
   b.e. : bord externe de la gouttière - b.i. : éminence de la gouttière - g : gouttière - d : éminence à l'origine de la dissoconque.
3. Post-larve. Vue externe de la valve gauche. D : dissoconque.
4. Vue externe de la discontinuité entre la prodissoconque et la dissoconque.
5. Post-larve. Vue interne de la valve gauche (détail).
6. Valve gauche d'une post-larve (après cassure de la dissoconque près de son origine).

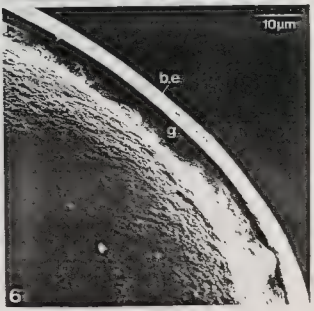

50µm
b.i
g
b.e
1


10µm
b.e
d
b.i


100µm
PII
D
3


10µm
PII
D
4


10µm
PII
D


10µm
b.e
g
6

à 3.5). Celle-ci est cependant toujours visible par transparence en microscopie optique chez la post-larve. Après la métamorphose, il est possible de la retrouver en microscopie électronique après avoir brisé la dissoconque près de son origine (fig. 3.6).

L'évolution de la morphologie du bord interne d'une valve de la prodissoconque, après le stade véligère jusqu'à la métamorphose, est schématisée sur la figure 4.

Chez *Mytilus edulis* (Bayne, 1965), la restauration des organes de nutrition est la cause essentielle de l'arrêt de croissance observé au stade pédivéligère. Chez *Pecten maximus*, à ce phénomène, s'ajoute la formation de la "double barre". C'est, en effet, au cours du stade pédivéligère que la prodissoconque II arrête la croissance selon le bord externe des valves pour différencier cette éminence interne qui suit parallèlement le bord externe et qui servira de point d'encrage à la dissoconque qui se forme au cours de la métamorphose. D'après Waller (1981), le bord de la valve droite de la prodissoconque d'*Ostrea edulis* présente une structure rappelant la gouttière observée chez *P. maximus*. Cependant, cet auteur ne précise pas si cette formation existe aussi chez les jeunes larves. Il ne relie pas non plus ce phénomène à la métamorphose.

CONCLUSION

Le transfert des larves de *Pecten maximus* dans la nurserie du Tinduff, en vue d'obtenir leur métamorphose, nécessite l'utilisation de critères de compétence très précis surtout en période hivernale. Les critères classiques : taille, oeil, pied, bourgeons branchiaux, ne sont pas suffisamment fiables car ils précèdent de trop loin la fixation.

Par des observations macroscopiques et microscopiques de larves pédivéligères, deux nouveaux critères de compétence ont pu être identifiés. Le premier, qui correspond au regroupement des larves nageuses en "stalactites", n'est pas précisément quantifiable. Mais ce phénomène, provenant certainement d'un début de formation du byssus, renseigne sur l'imminence de la fixation.

Le critère de "double barre" présente, quant à lui, toutes les qualités requises pour une utilisation pratique en écloserie-nurserie : il est simple d'observation, très fiable puisqu'il apparaît juste avant la formation de la dissoconque et rapidement quantifiable. Le taux de "double barre" renseigne directement sur la compétence relative à la métamorphose d'un élevage larvaire.

La microscopie électronique confirme bien que le critère "double barre" est le stade ultime de la vie larvaire, la prodissoconque a atteint sa taille maximum, la croissance ne peut se poursuivre que par la sécrétion d'une dissoconque. Ce critère étant concomitant avec la fixation de la larve, il marque également le passage de la vie pélagique à la vie benthique.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Gérard Sinquin pour sa collaboration au microscope électronique à balayage et Alain Le Mercier pour les travaux photographiques.

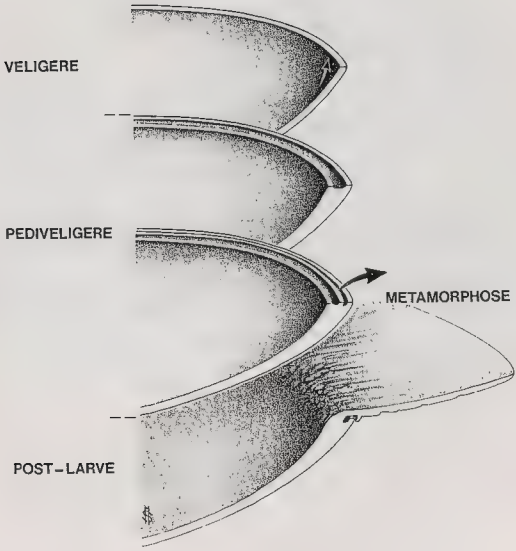


Figure 4 - Représentation schématique du bord de la prodissoconque depuis le stade véligère jusqu'à la métamorphose.

BIBLIOGRAPHIE

BAYNE, B.L., 1965. Growth and delay of metamorphosis of larvae of *Mytilus edulis* (L.). Ophelia, 2 : 1-47.

BOUCHER, J., 1985. Caractéristiques dynamiques du cycle vital de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) en rade de Brest : Hypothèses sur les stades critiques pour le recrutement. Cons. Int. Explor. Mer. C.M., 1985/K23 : 11 p.

CHIA, F.S., and RICE, , 1978. Settlement and metamorphosis of marine invertebrates larvae. Ed. Elsevier North Holland and NY (USA) : 209 p.

COCHARD, J.C., and GERARD, A., 1987. Production artificielle de naissain de Coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest : Analyse des facteurs affectant la croissance larvaire. Sixth International Pectinid Workshop, Menai Bridge, U.K.

DAO, J.C., BUESTEL, D., GERARD, A., HALARY, C., et COCHARD, J.C., 1985. Le programme de repeuplement de Coquille Saint-Jacques. Finalités, résultats et perspectives. Colloque pluridisciplinaire franco-japonais. Actes du Colloque, Fasc. 7 : 67-82.

GERARD, A., 1985. Observations sur la sensibilité des élevages larvaires et postlarvaires de *Pecten maximus* (L.) à la température. Cinquième réunion internationale sur les Pectinidés, La Corogne, 6-12 mai 1985 : 5 p.

SALAUN, M., LE PENNEC, M., et PAULET, Y.M., 1988. La prodissoconque de *Pecten maximus* : un indicateur de l'âge et de la croissance larvaire. Haliotis, 17 (sous presse).

TRITAR, S., et LUCAS, A., 1988. Remarques méthodologiques sur le calcul du taux de fixation chez les bivalves en métamorphose. Haliotis, 17 (sous presse).

MUSEUM PARIS

HALIOTIS, 19 (1989) : 381-384.

Résumés des posters :

RYTHME QUOTIDIEN D'ACTIVITES COMPORTEMENTALES DE L'ESCARGOT DE BOURGOGNE HELIX POMATIA L. (GASTEROPODE STYLOMMATOPHORE) ET INFLUENCE DES PRINCIPAUX FACTEURS EXTERNES PERIODIQUES.

par

A. BLANC et B. BUISSON.

Laboratoire de Biologie animale et appliquée - Faculté des Sciences et Techniques - 23, rue du Dr. P. Michelon, 42023 SAINT-ETIENNE.

En réponse aux changements cycliques des facteurs de l'environnement, les animaux manifestent des rythmes journaliers et annuels d'activité. Seuls les premiers sont abordés par cette étude des comportements locomoteur et alimentaire de l'escargot de Bourgogne (Helix pomatia L.).

La première étape est une série d'expériences menées dans la nature. Un site abritant une population d'escargots est parcouru toutes les heures pendant 24 heures. On constate que les déplacements et les prises de nourriture débutent avec l'obscurité et se prolongent en début de journée avec un maximum à l'aube. Parallèlement l'enregistrement des valeurs des trois principaux facteurs de l'environnement (lumière, température et humidité relative) révèle d'importantes variations pendant le cycle de 24 heures. Ces facteurs interfèrent et seule une étude en laboratoire permet de préciser leur rôle respectif.

Aux cours des expériences suivantes, des escargots sont soumis aux variations cycliques d'un seul de ces facteurs, les deux autres étant alors maintenus constants. Des cycles artificiels de 12H - 12H sont effectués avec successivement des variations de lumière, de température et d'humidité relative. Les observations ne concernent plus cette fois qu'une dizaine d'individus, mais elles sont réalisées à partir d'enregistrements vidéo de plusieurs jours. En outre des tests mathématiques (autocorrélation, périodogramme) complètent l'analyse des résultats.

Tandis que le libre cours se traduit chez l'escargot de Bourgogne par l'expression d'une périodicité endogène voisine de 25 heures, l'application des cycles cités plus haut provoque une synchronisation de l'activité avec une période de 24 heures précises. Ainsi les cycles lumineux entraînent comme dans la nature une activité nocturne et maximale à l'éclairement. La même distribution est observée durant les moments de basse température et de haut degré d'humidité relative.

Daily behavioral activities rhythm in the Roman snail (Helix pomatia L.) (Gastropoda : Stylommatophora) and the role of the main periodic external factors.

Animals show daily and annual activity rhythms in answer for cyclic changes of environnemental factors. This study of locomotor and alimentary behaviour in the Roman snail (Helix pomatia L.) is only in report with the circadian activity.

The first step is an experiments succession carried out in the fields. A site sheltering a snails population is hourly traversed during 24 hours. Motions and food intakes start with darkness and extend until the beginning of the day, with a maximum at dawn. At the same time, values of the three main environnemental factors (light, temperature and relative humidity) reveal important changes. These factors interferé and a laboratory study alone permit to precise their respective action.

During next experiments, snails are submitted to cyclic variations of one factor, while the two others are kept constant. Artificial cycles of 12H - 12H are effected with light, temperature and moisture variations. Observations affect only ten individuals, but they are realised from several days video recording. Besides, mathematical tests (autocorrelation, periodogram) contribute to results analysis.

Whereas free-running found expression in manifestation of an endogen period, near 25 hours in the Roman snail, artificial cycles as aforesaid induce synchronization of exact 24 hours period. So, light cycles synchronize, as in the fields, a nocturnal and maximal lighting on activity. The same distribution is observed during times of low temperature and high moisture.

TECHNIQUES DE DIAGNOSTIC DES NEMATODES DU PETIT-GRIS (HELIX ASPERSA Müller) EN ELEVAGE.

par

J. CABARET et S. MORAND

Station INRA de Nouzilly et Université de RENNES I.

RESUME :

Des méthodes de diagnostic des Nématodoses en élevage d'escargots (Héliciculture) sont présentées : autopsie sur vivant ; examen des fécès et coproscopie quantitative. Les résultats d'analyses effectuées dans différentes fermes hélicicoles permettent de préciser l'impact des Nématodoses dans les élevages et de proposer des normes parasitaires.

TECHNIQUE DE PONTE DANS SUBSTRAT ARTIFICIEL ET TECHNIQUE D'INCUBATION.

par

André DE GRISSE

Faculteit Van de LANDBOUWWETENSCHAPPEN
Laboratorium voor Dierkunde
Rijksuniversiteit - GENT - B.9000 GENT (Belgique).

Le substrat artificiel de ponte est constitué de petits granules (1 à 2 mm) d'argile expandée. Les oeufs sont récupérés sur un tamis ayant des mailles qui laissent passer les granules.

Les tamis sont alors placés dans des boites à incubation contenant une couche d'eau. Les parois de ces boites sont pourvues de trous d'aération.

14 JUIN 1990

Isozyme polymorphism in *Helix aspersa* (Müller) from Greece

by

PANA KOUIMTZI E.* and M. LAZARIDOU-DIMITRIADOU*

* Laboratoire de Zoologie, Department de Biologie, Université de Thessalonique, 540 06 Thessalonique, Grèce.

Abstract

Studies of electrophoretically demonstrable variation in 9 enzyme systems encoded by 14 loci in 15 populations of the land snail *Helix aspersa* (Müller),from different parts of Greece, revealed that this species is polymorphic at 70% of the loci surveyed. Polymorphic allozymes include MDH, PGM-1, PGM-2, PGI, LAP and non-specific esterases. Differences in the level of polymorphism and the average heterozygosity were noted between the above populations. Biological or physical factors influencing the genetic structures are discussed.

Resumé : Contribution à l' étude de la variation enzymatique de *Helix aspersa* (Müller) de Grèce

L'étude de la variation enzymatique de l' escargot *Helix aspersa* (Müller), venant de differents régions de la Grèce, a revelé que cette espece est polymorphique pour le 70% de loci examinés. L'étude était fait par la methode d'électrophorèse pour 9 systèmes enzymatiques codè par 14 loci, dans 15 populations.

Les allozymes polymorphiques sont: MDH, PGM-1, PGM-2, PGI,LAP et les esterases. Differences sur le taux de polymorphisme et la moyenne d' hétérozygotie ont été montré sur les populations ci-dessus. Les facteurs biologiques et physiques qui influencent la structure génétique sont examinés.

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE PARIS